

FÉNY ÉS ELEKTRONMIKROSKÓPOS VIZSGÁLATOK
A PONTY /Cyprinus carpio L./ EMÉSZTŐKÉ-
SZÜLÉKÉN KÜLÖNÖS TEKINTETTEL A MÁJRA

DOKTORI DISSZERTÁCIÓ

Készítette; Jász-Subáné Varga Emilia

Készült a Szegedi József Attila Tudományegyetem
Természettudományi Kar Állattani Tanszékén

Témavezető; Dr. STAMMER ARANKA egyetemi docens

1982

TARTALOMJEGYZÉK

I. BEVEZETÉS ÉS PROBLÉMAFELVETÉS

II. ANYAG ÉS MÓDSZER

III. A FEJBÉL HYSTOLOGIAI VIZSGÁLATA

1. Az ajkak bőre
2. A szájüreg nyálkahártyája
3. A garat felső fele

IV. A TÖRZSBÉL HYSTOLOGIAI VIZSGÁLATA

1. A gyomor szövettana
2. A középbél szövettana
3. Az utóbél szövettana
4. A bélcsatorna kehelysejtjei és azok képződése
5. A bélcsatorna idegfonadécai és receptorai

V. A MÁJ ÉS A HASNYÁLMIRIGY HYSTOLOGIAI VIZSGÁLATA

VI. ÖSSZEFOGLALÁS

VII. IRODALOM

I. BEVEZETÉS ÉS PROBLÉMAFELVETÉS

A halak emésztőkészülékének a vizsgálata már a klasszikus szövettani kutatások idején megindult. Ebben az időben a bélcsatorna és a hozzá kapcsolódó nagy mirigyek szövettani leírásával foglalkoztak. Az összehasonlító irodalmi adatok alapján ki-rajzolódott ugyan a *Cyprinus carpio* bélcsatornájáról is egy általános kép, azonban megállapíthatjuk, hogy a klasszikus fény-mikroszkópos kutatások sok fontosnak látszó kérdést hagytak nyitva.

A neurohystologiai módszerek tökélesedésével előtérbe került a halak submucosus és intermuscularis fonadékainak vizsgálata. Az irodalomban sok adatot találunk az idegfonadékok szerkezetéről, a fonadékok sejttípusairól, az idegrendszer elemei -, ill. az idegrendszer és a bélcsatorna szövetei között kialakult kapcsolatokról. Később új feladatot jelentett a bélcsatorna mozgásait kiváltó interoceptív reflexek alkotóelemeinek ill. receptor-készülékeinek a kimutatása. Ezen a területen főleg szovjet és bolgár kutatók dolgoztak de lényeges szerepet vállaltak hazai kutatók is.

Az elektronmikroszkópos technika elterjedése a halak emésztőkészülékének kutatása terén is új lehetőségeket nyitott és új problémákat vetett fel. Ha a szövettani problémákon túl arra is gondolunk, hogy a halak gazdasági ill. világelelmezési tekintetben milyen jelentős helyet foglalnak el, akkor méginkább érthető ezen kutatási terület aktualitása. A bioszféra átalakulási folyamatában is fontos feladat a halak emésztőkészülékének a vizsgálata, mert a természetes és a mesterséges vizek termelékenységére az élelmezési szempontból fontos fehérje termelése a bélcsatornán keresztül valósul meg.

A halak emésztőkészülékének kutatása világviszonylatban széles körben folyik. A ponty gazdasági szempontból legfontosabb halunk. Emésztőkészülékének összefoglaló, rendszerezett hystologiai leírására szükség van, s időszerű kiegészíteni az eddig ismert szövettani adatokat.

Disszertációmban azokról a fény és elektronmikroszkópos eredményekről kívánok beszámolni, amelyek hozzájárulhatnak a még nyitott kérdések megoldásához. Foglalkozom a fejbél egyes területeivel, így az ajkak bőrének fénymikroszkópos szerkezetével, az epidermis legfelső sejtsorának ultrastrukturájával.

Vizsgáltam a szájüreg és a garat nyálkahártyáját, valamint a fejbél területén található izlelőbimbók ELMI-felépítését.

A törzsbél szakaszai közül a gyomor, a közép- és utóbél szöveti rétegeit, de főként az itt előforduló felszívó, secretes sejtek ultrastrukturáját, valamint a kehelysejtek szerkezetét és fejlődését vizsgáltam.

Legnagyobb részletességgel a máj és hasnyálmirigy fénymikroszkópos és ELMI vizsgálata során kapott eredményekről kívánok beszámolni.

A máj azon szervek közé tartozik, amelyek érzékenyen reagálnak a külső és belső környezeti tényezők megváltozására. Munkám így beilleszthető a nemzetközi "bioszféra program" azon témakörébe, amely a változó környezeti tényezők hatását vizsgálja a különböző élőlények szervezetére.

II. ANYAG ÉS MÓDSZER

Vizsgálataimhoz 50-100 dg súlyu kétnyaras tükörpontyokat /cyprinus carpio L./ használtam. A Dinnyési Állami Gazdaság halastavaiból gyűjtöttem be az állatokat 1979, 1980, 1981. években tavasszal, kora ősszel és lehalászkor. Minden alkalommal három egyed-t boncoltam fel a helyszínen. A makroszkópos tájékozódás után vizsgálati céljaimnak megfelelően a következő szervekből vettem mintákat; 1. Felső ajak. 2. Szájüreg nyálkahártya. 3. Garat felső fala. 4. Gyomor középső része. 5. Középbél. 6. Utóbél. 7. Máj.

A szerveket fénymikroszkópos vizsgálatokhoz, általános tájékozódás céljából Bouinben fixáltam. A finomabb sejtsztruktúrák és kizsokémiai reakciók kimutatásához a szervdarabokat Carnoyban rögzítettem. A Bouinben és a Carnoyban fixált anyagokat a szokásos utókezelést követően paraffinba ágyaztam. Szánkamikrotómmal 5-7 mikron vastag metszeteket készítettem, majd a következő festési eljárásokat alkalmaztam: Weigert-féle haematoxylin-eosin, Mallory-féle eljárás, PAS, metilzöld-pyronin festés.

Elektronmikroszkópos vizsgálataimhoz a szervrészeket 0,1 M-os Na-cacodilat puffer és 2,4 %-os glutáraldehid keverékben fixáltam /pH=7,4/. Az utófixáláshoz 0,2 %-os OsO₄ oldatot használtam. A szervrészeket aralditba ágyaztam. Az ultravékony metszeteket REICHERT Om U2 gyártmányu ultramikrotómmal készítettem.

A fénymikroszkópos felvételeket Ergaval-Zeiss mikroszkóppal készítettem apochromát lencsékkel, Zeiss fényautomatikával. Az ELMI felvételek TESLA BS 500 típusu elektronmikroszkóppal készültek.

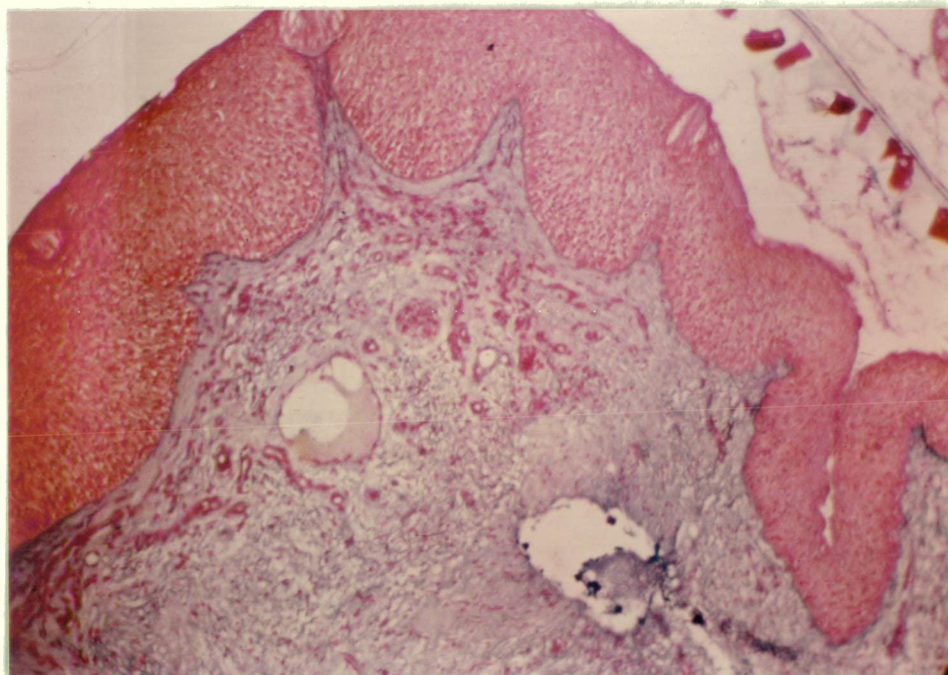
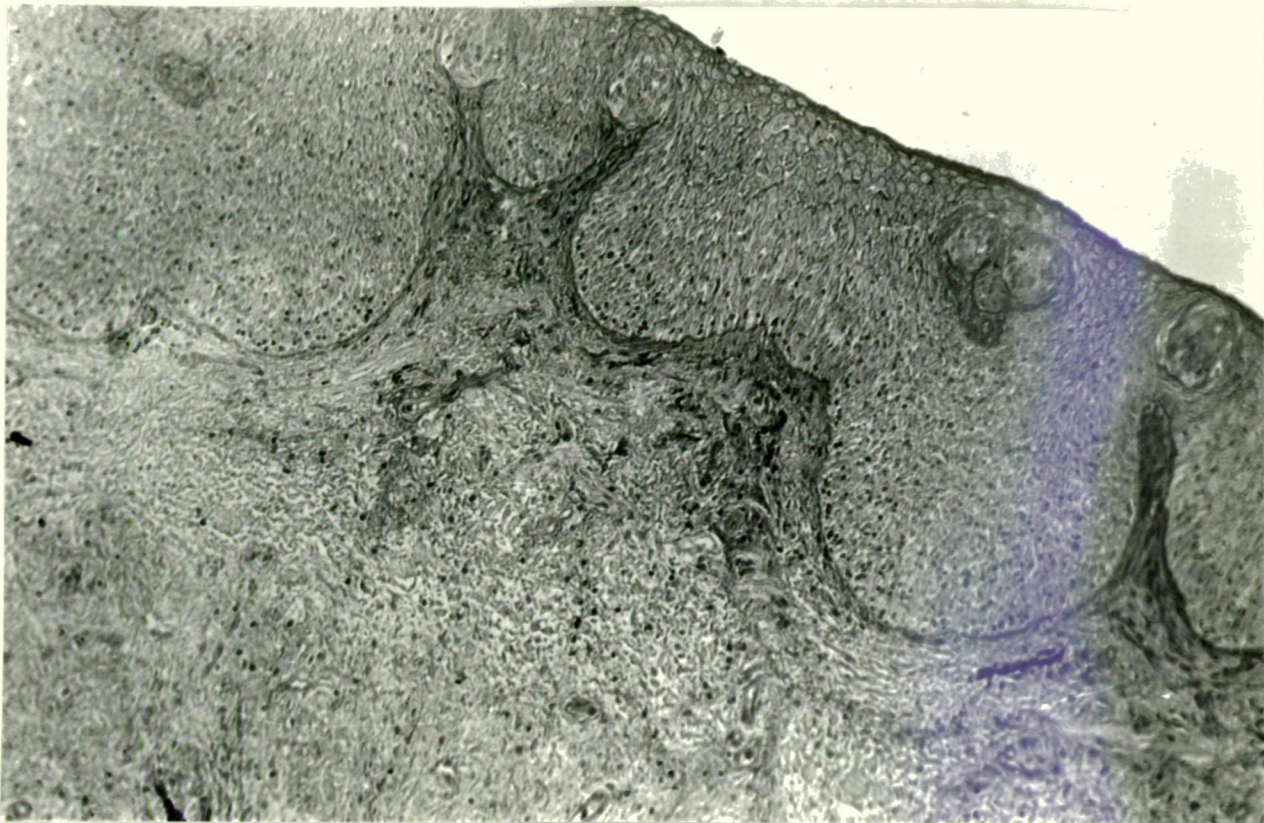
III. A FEJBÉL HYSTOLOGIAI VIZSGÁLATA

1. Az ajkak bőre

A pontynak un.szájjormány-készüléke van, amelyet előrenyújtva az aljzatban turkálva szerzi meg táplálékát. A szájjormány-készülék alkotásában résztvesznek az ajkak és szájüreg nyálkahártya elülső része, valamint az azokat támasztó vázelemek, inak, izmok.

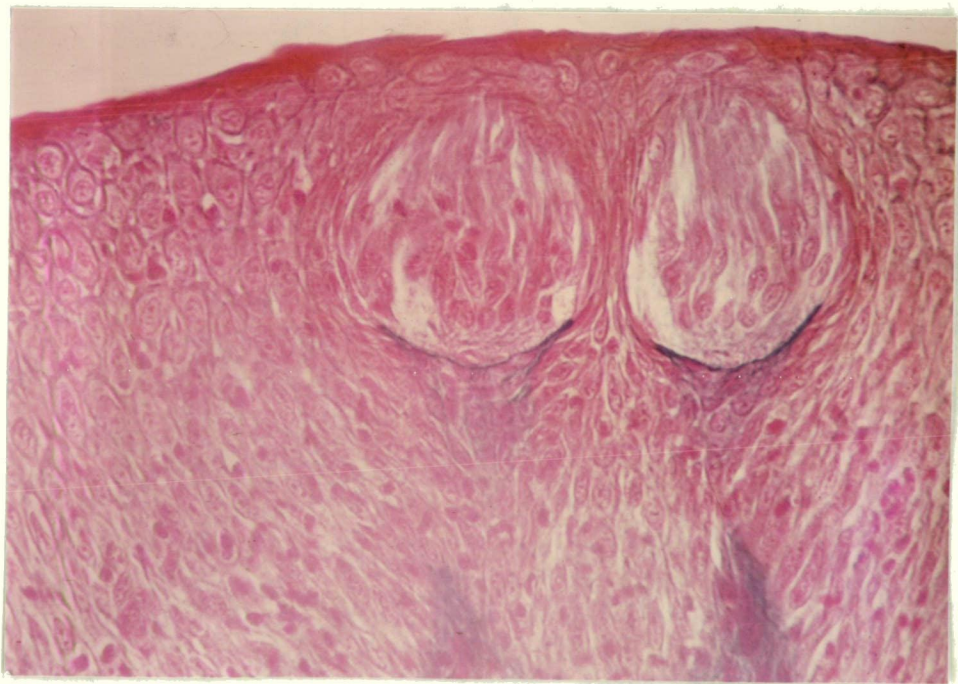
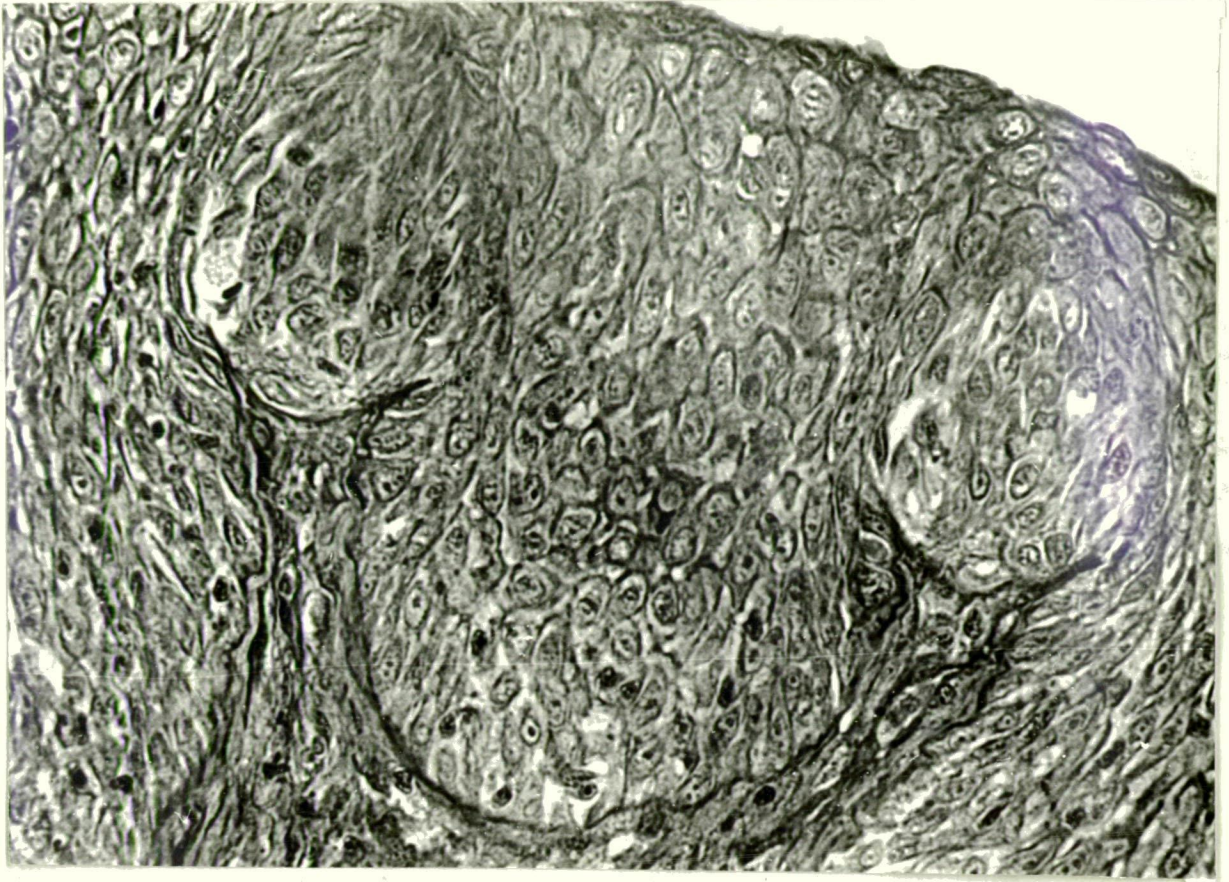
Az ajkakot borító bőr a fej bőrének közvetlen folytatása, epidermisre, coriumra, subcutisra tagolódik. Az epidermis többrétegű el nem szarusodó laphám. Az ajkak külső felületén vastagabb mint a szájüregbe hajló részen. A hám stratum germinativuma hengeres sejtekből áll, amelyek relative nagy ovális magja chromatinban gazdag. E réteg fölött kétféle sejttípust lehet jól megkülönböztetni. Nagyobb részben olyan sejteket, amelyek halványan festődő ovális magvuk és kisebb részben olyanokat, amelyek magvai kicsinyek, kerekék és sötétebbre festődnek. Ez utóbbi sejttípusról a kutatók véleménye eltérő. Vannak akik az intercellularis járatokban lévő lymphocitáknak, mások viszont fiatalabb hámsejteknek tartják azokat. Ezen sejtek száma a hámban felfelé haladva csökken, a legfelső néhány rétegből pedig teljesen hiányoznak. Az epidermis sejtjei a többrétegű laphámokra jellemzően a hengeres sejtek fölött poliedrikussá válnak. Ilyenek maradnak a hám felszínéig és csak a legkülső réteget alkotják lapos sejtek./Lásd 1., 2., 3., képet./

Az elektronmikroszkópos felvételeken jól tanulmányozható a legfelső sejtréteg finomabb szerkezete./Lásd 7., 8. kép./ A sejtek felületén mikrorredők /plicae/ vannak, amelyek scanning-elektronmikroszkópos készítményeken ujlennyomatra emlékeztető hálózatot alkotnak./Ferri, S. és H. Sessó 1979./



1.,2.kép.Ponty ajakbőr érzékbimbókkal.

A 2.kép Malloryval festett preparátumról készült.



3.,4.kép.Pony ajakbőr érzékbimbókkal.

A 3.kép 1800-szeres nagyítás.A 4.kép Mallory-val festett
preparátumról készült.

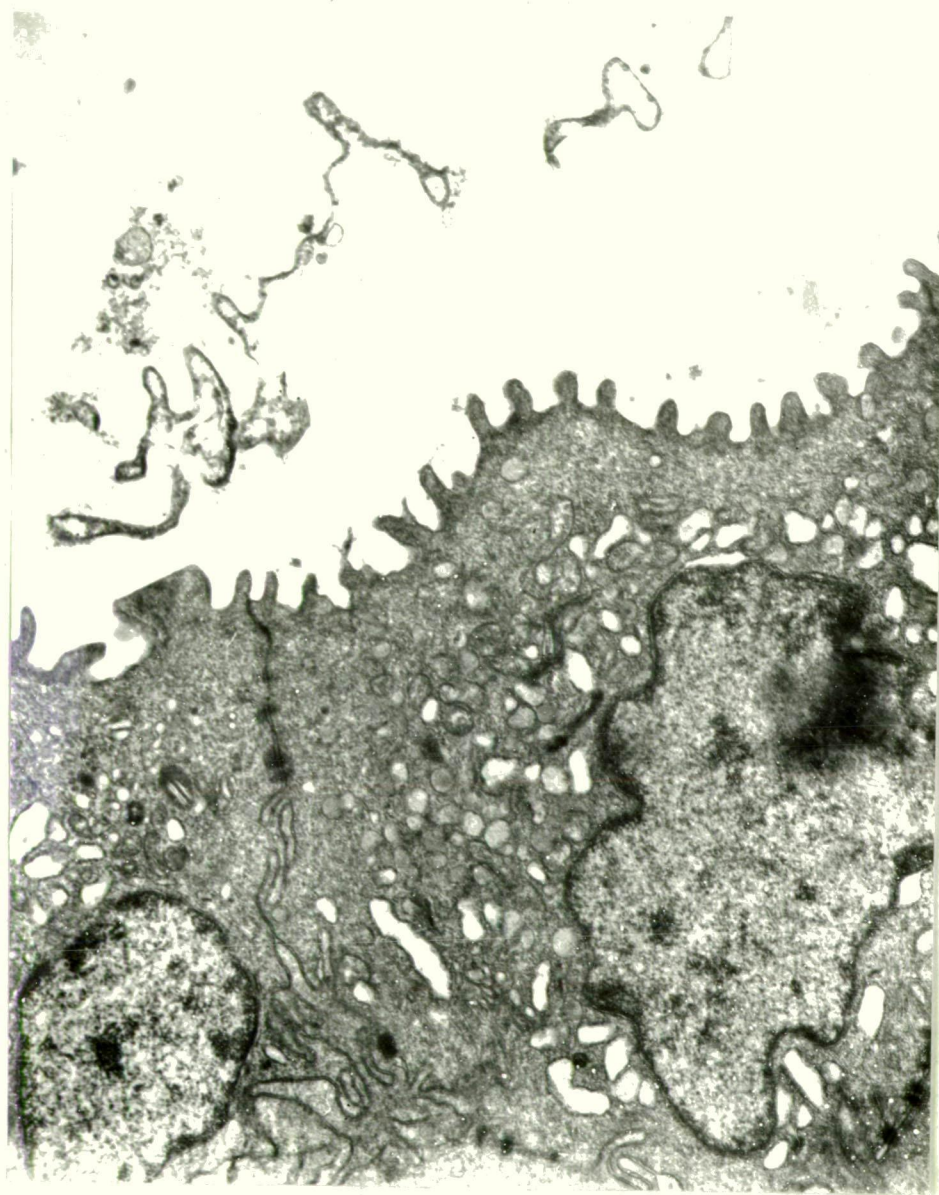
A mikrorredők alapján, de a redőkben is szorosan egymás mellett haladó filamentumok találhatók, amelyek a redők mechanikai védelmi szerepére utalnak. A superficiális sejtek magja központi fekvésű, diffúz chromatin állománya közepes mennyiségű, néhány helyen gazdagabb elektrondens-szigeteket alkot. A sejtek oldalsó membránjain jól megfigyelhetőek kapcsoló struktúrák: zonula occludens, a macula adherens és az interdigitatio. Jellemző, hogy az interdigitatio területén, de azon túl a sejt bázisa felé is gyakori a desmosomák előfordulása. A plasmában nagy számú ovális és kerek vesiculum látható, amelyeket Schliwa /1975/ a Golgi-rendszerből származtat. Véleménye szerint ezek a vesiculák növelik a sejt felszíni részének belső felületét, azon kívül a sejtek külső felületét bevonó anyagokat tartalmaznak. Az 5. képen is láthatók olyan vesiculumok, amelyek közvetlenül a szabad felszín alatt találhatók, de azt már nem lehet megfigyelni, hogy membránjuk a plasmamembránnal egyesül.

Az ajkak epidermisében nagy számban vannak érzékbimbók. A szájüreg nyálkahártya epidermisében is sokat találunk belőlük, de legnagyobb mennyiségben a garat felső falában fordulnak elő. Készítményeimen jól látható, hogy megnyult hámsejtek tűszőszerűen rendeződnek az érzékbimbók körül. /Lásd 4., 7. kép./, mintegy lehatárolják azokat az epidermis felé. Különösen a Mallory-val festett preparátumokon szembetűnő, hogy a coriumból érkező karcsu papillák kötőszöve szerlegyszerűen körülveszi az érzékbimbók alapját.

Elektronmikroszkópos és hisztokémiai vizsgálatok alapján a halak izlelőbimbóinak funkcionális szerkezetére a következők jellemzők Reutter, K. /1971/: Szélükön átmeneti sejtek vannak, amelyek elhatárolják az epidermis felé, bel-

5.kép. Ajak epidermis: superficialis sejtek.

A sejtek felszínén a mikroredők, oldalsó membránjaik között junctiók láthatók. /10 000 x/

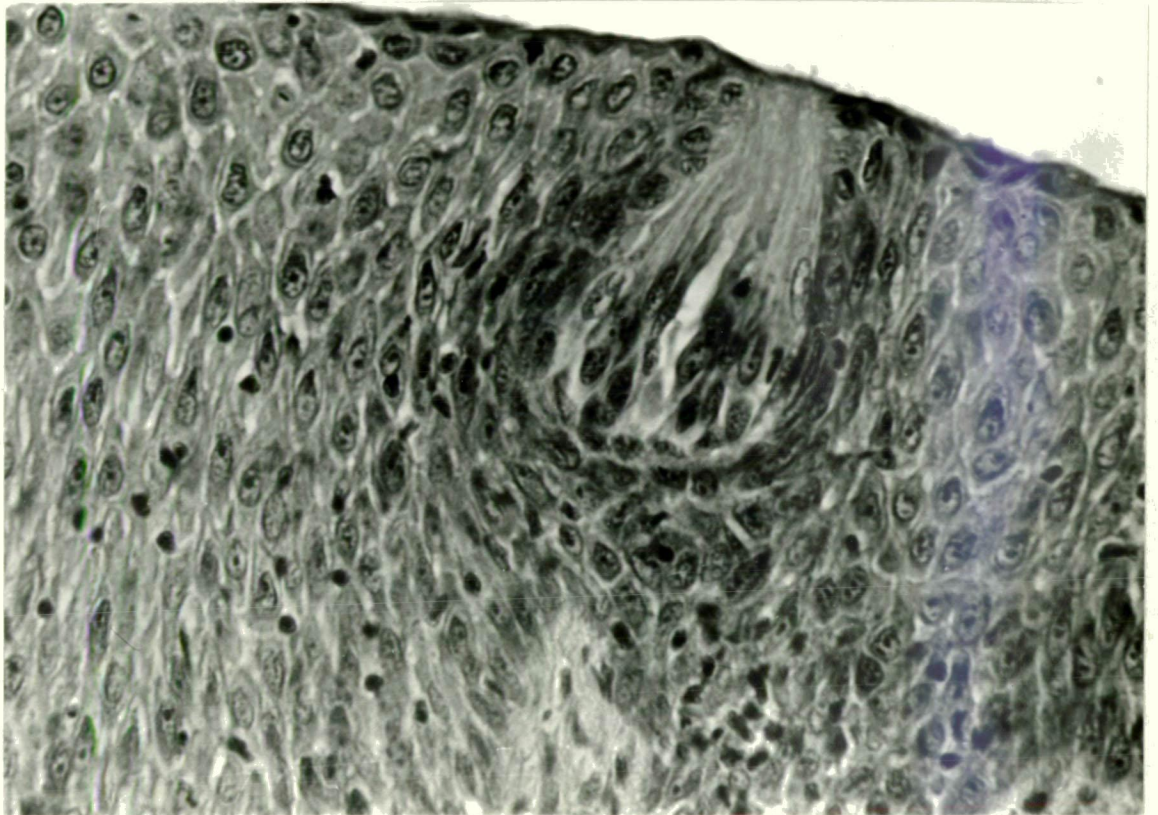




6.kép. Ajak epidermis superficialis sejt felszine.

/ Scanning - ELMI felvétel
Ferri - Sesso 1979. /

sejükben támasztósejtek és érzéksejtek alapjukon pedig a basalis sejtek találhatók. Az érzéksejtek és a basalis sejtek között terül szét az idegrost fonadék. A támasztósejtek bázisa szélesebb, itt helyezkedik el a mag. Felfelé keskenyedik a sejt, csuccsa nem ér fel az érző gödörig. Az érzéksejtek karcosabbak, magvuk ovális és központi fekvésű. Distalisan elkeskenyedő végük az érzőgödör alapjáig húzódik és abba finom kúpszerű érzőnyulványt bocsájt. Az érzéksejteknek világos és sötét formáit lehet megkülönböztetni. A világos érzéksejtek plazmája kevésbé elektrondenz, fejlett benne a sima NR. Csucson egy széles alapú villus van, amelyből a plazmába párhuzamosan lefutású filamentumok sugároznak. A sejt bázisa synapsist alkot az idegrostokkal. A praesinapticus membrán fölött acetylcholin-esterase reakciót mutató vesiculumok vannak. A sötét érzéksejtek plazmája tömöttebb, benne finom secretumgranulák vannak, valamint mikrotubulusok és több filamentum. Csucson számos mikroboholy látható. Alapi részükön szintén synapsisokat alkotnak idegrostokkal, de ellaposodó nyulványaik a basalis sejtekkel is kapcsolatban vannak. Ezen a területen szintén megsaporodnak az acetylcholin-esterase reakciót mutató vesiculumok. A basalis sejtek a coriumpapillát befedő membrana basalis mélyedéseiben ülnek. A velük synapticus kapcsolatot alkotó idegrostok kissé "benyomják" a basalis sejtek membránját. Plazmájukban sok a mitochondrium, kevésbé fejlett a Golgi-komplex. A sejtmembrán alatt sok a vesiculum, amelyek között vannak acetylcholin-esterase aktivitást mutató, nagyobb számban pedig "dense core" vesiculumok. Ezek hisztokémiai reakció alapján valószínűleg "amineig" serotonint tartalmaznak. Először Hirata /1966/ ismerte fel a halak érzékbimbóiban a basalis sejteket.

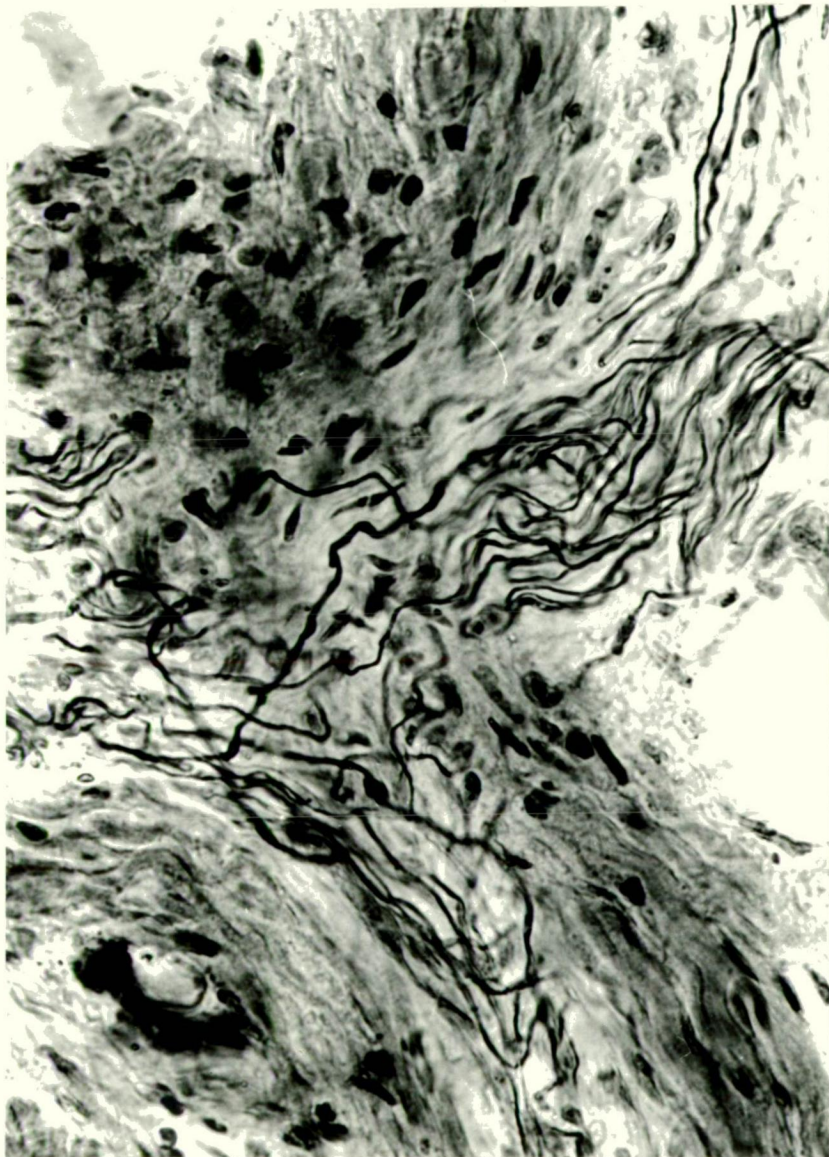


7.kép.Felső ajak: érzékbimbó. /1800 x./
Jól látszanak a basalis sejtek magvai és a bimbó körül
az átmeneti sejtek.

A halak és az emlősök izlelésbimbóit összehasonlítva megállapíthatjuk, hogy azok szerkezetüket és működésüket tekintve hasonlítanak egymáshoz, azonban lényeges különbségek is vannak közöttük. Így pl. míg az emlősöknél az ingerület az érzékszervekről közvetlenül halad az idegrostokon keresztül a központok felé, addig a halakban az ingerület három úton terjedhet tovább: 1. A világos és sötét érzékszervekről az idegrostokra. 2. A sötét érzékszervek és a basalis sejtek synapsisain keresztül a basalis sejtekre. 3. A basalis sejtek és az idegrostok közötti sinapsisokon át a basalis sejtekről az idegrostokra. Az első és a második esetben a mediátor anyag az acetylcholin, a harmadik esetben pedig a serotonin. Hirata /1966/ úgy vélekedik, hogy a halak érzékbimbóira jellemző basalis sejtek sajátos receptor-sejttípusok "accessory receptor cell", amelyeknek az ingerület módosításában van szerepük.

Az ajakbőr következő rétege a corium stratum papillare és stratum reticulare különül. A Str. papillare-t a hám szinte egész vastagságát átérő karcsu papillák jellemzik, amelyek az érzékbimbókhoz futnak. Minden szemölcsben vékony hajszálerek és finom idegrost nyálábok futnak. Közvetlenül a hám alatt sok chromatophorát találunk. A Str. reticulare-t eléggé tömörült kötőszöveti nyálábok és kötőszöveti sejtek alkotják. Egész területét dúsán behálózzák az epidermissel párhuzamosan haladó vénák és artériák. Ezekből a tágabb lumenű erekből ágaznak ki az epidermis felé merőlegesen futó papilla erek. A str. reticulare-ban nagy számu idegtörzset találunk, amelyből idegrost nyálábok válnak ki és szép hálózatot formálnak. Az idegrost hálózathoz kilépő rostok a papillákba lépnek és az érzékbimbókban végződnek.

A subcutis nem különül el élesen a coriumtól. Lazaros-
tes kötőszövet, amelyben itt az ajkak területén zsírszövet
képződés nem tapasztalható. A subcutis átmeneti szövetben
folytatódik, amelyre a kollagén rostnyalábok feldaraboltsá-
ga és a chondroid szövetre emlékeztető sejtszigetek megje-
lenése jellemző. Az átmeneti szövet alatt az ajkak vázát al-
kotó osteoid szövetre települt tipikus chondroid szövetet
találunk.



8.kép. Idegfonadék az ajak stratum
reticularéjából.

2. A szájüreg nyálkahártyája

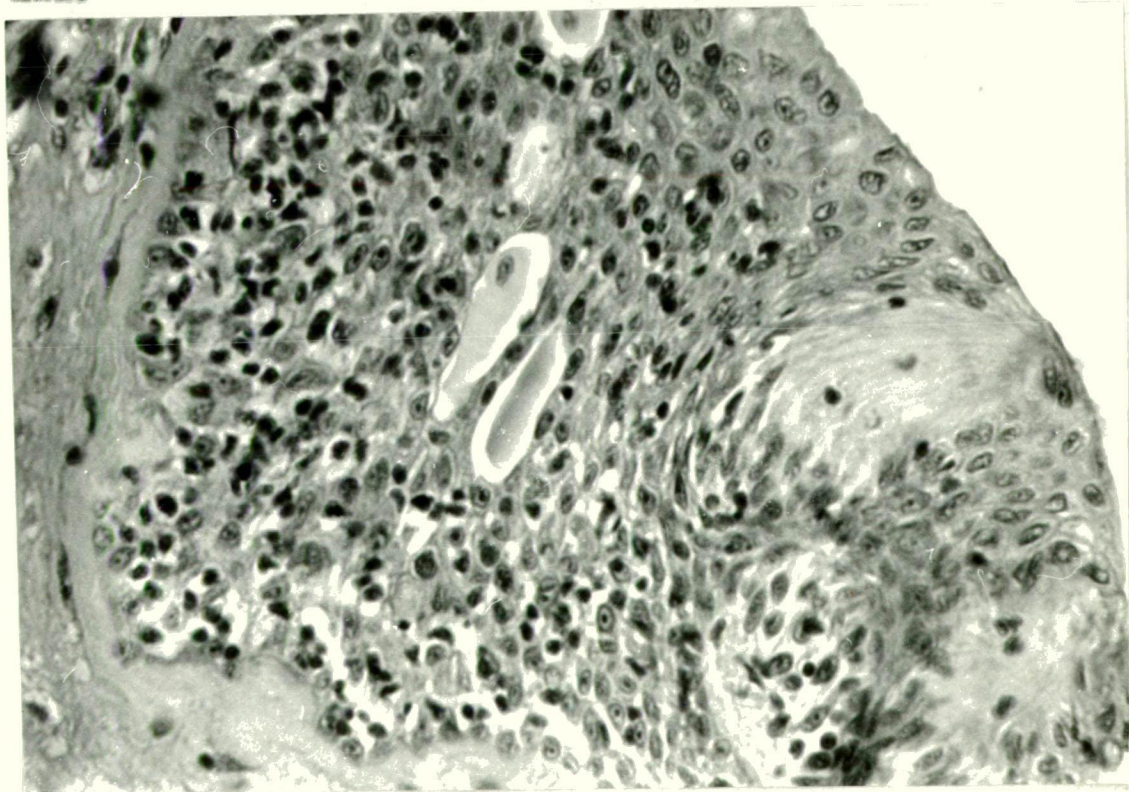
Az ajkak bőre behajlik a szájüregbe és közvetlenül a szájüreg alapját és a szájpadlást beborító nyálkahártyában folytatódik. A szájpad és a szájfenék nyálkahártyája epidermisre, lamina propria-ra és submucosára tagolódik.

Az epidermis többrétegű el nem szarusodó laphám. Jóval vékonyabb, mint az ajkak területén. A szájüreg hámfájában is megtalálható az ajkaknál leírt sejttípusok, de ezeken kívül kehelysejtek és jellegzetes lombiksejtek is vannak. A lombiksejtek 5-6 sejtnagyságot is elérő óriássejtek. Alakjuk inkább szabálytalan, mint lombikhoz hasonló. A hám középső és alsó rétegeiben találhatók, de bázisuk nem ér le annak aljáig. A lombiksejtek magja ovális, központi fekvésű és viszonylag kicsi. A sejtplazma eosinnal intenzíven festődik. A lombiksejtek élettani funkcióját eddig nem sikerült megfejteni. Velük kapcsolatban a kutatók eltérő véleményen vannak. Tartották őket érzékszerveknek, de semilyen ideghisztológiai eljárással nem lehet a lombiksejtek és az idegrostok közötti kapcsolatot igazolni. Maurer szerint mirigysejtek, de feltételezi, hogy érzékszerv szerepük is lehet. Schultze K-bikromátos szíxelés után a lombiksejtek plazmájában harántcsíkoltat figyelt meg, amiből arra következtetett, hogy az embrionális szintjén maradt harántcsíkolt izomrostokkal homológok. Zimmermann szerint egysejtű mirigyek, amelyek a sejthártya felrepedése nélkül lókdnek ki az epidermisből, ezen kívül támasztó és védő funkciót is tulajdonít a lombiksejteknek. Ez utóbbi feltételezés valószínű, míg az előbbi semmi sem látszik igazolni. Újabb vélemény e sejtekkel kapcsolatban, hogy mirigysejtek, amelyek védő fehérjét tartalmaznak és a

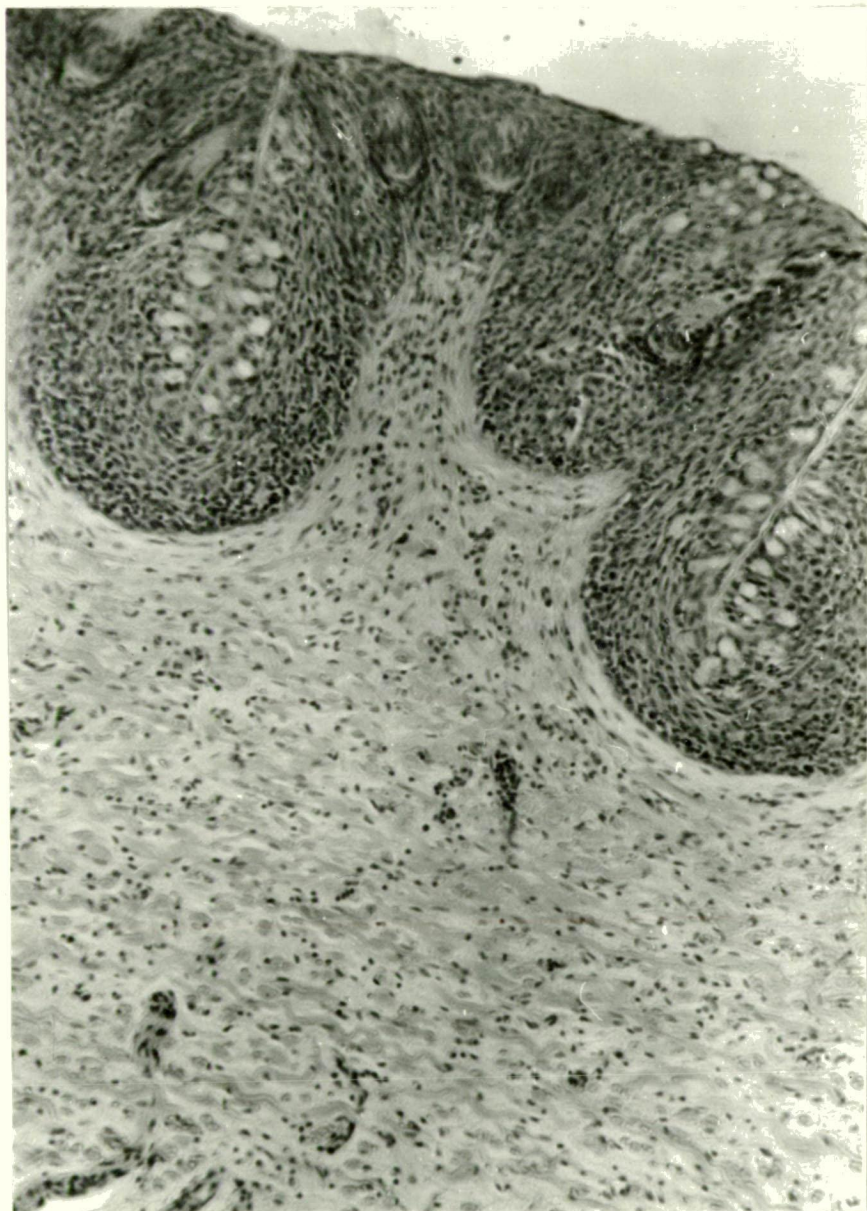
hám sérülésekor jut érvényre hatásuk. A lombiksejtek mérete meglehetősen állandó, ami ellentmond a secretum termelésnek. Elektronmikroszkópos készítményeken a lombiksejteket nem sikerült megtalálni, így szerkezetükről, funkciójukról nem tudok véleményt mondani. A szájfénék epidermisében elszórtan érzékbimbók is vannak, a szájpádlás területén hiányoznak.

A szájúreg nyálkahártya lamina propriaja abban tér el az ajkak coriumától, hogy a kötőszöveti papillák itt lekerítettebbek, alacsonyabbak. A L. propria véredény- és ideg ellátása szegényesebb.

A submucosa egészen laza szerkezetű, véredényekben gazdag, vastag zsírszövet. A submucosa köti a szájpádlás nyálkahártyáját a szájúreg tetejét alkotó csontokhoz, a szájfénék nyálkahártyáját pedig összekapcsolja az alatta futó izmokkal.



9.kép. Szájüreg nyálkahártya: epidermis nagy lombiksejtekkel.



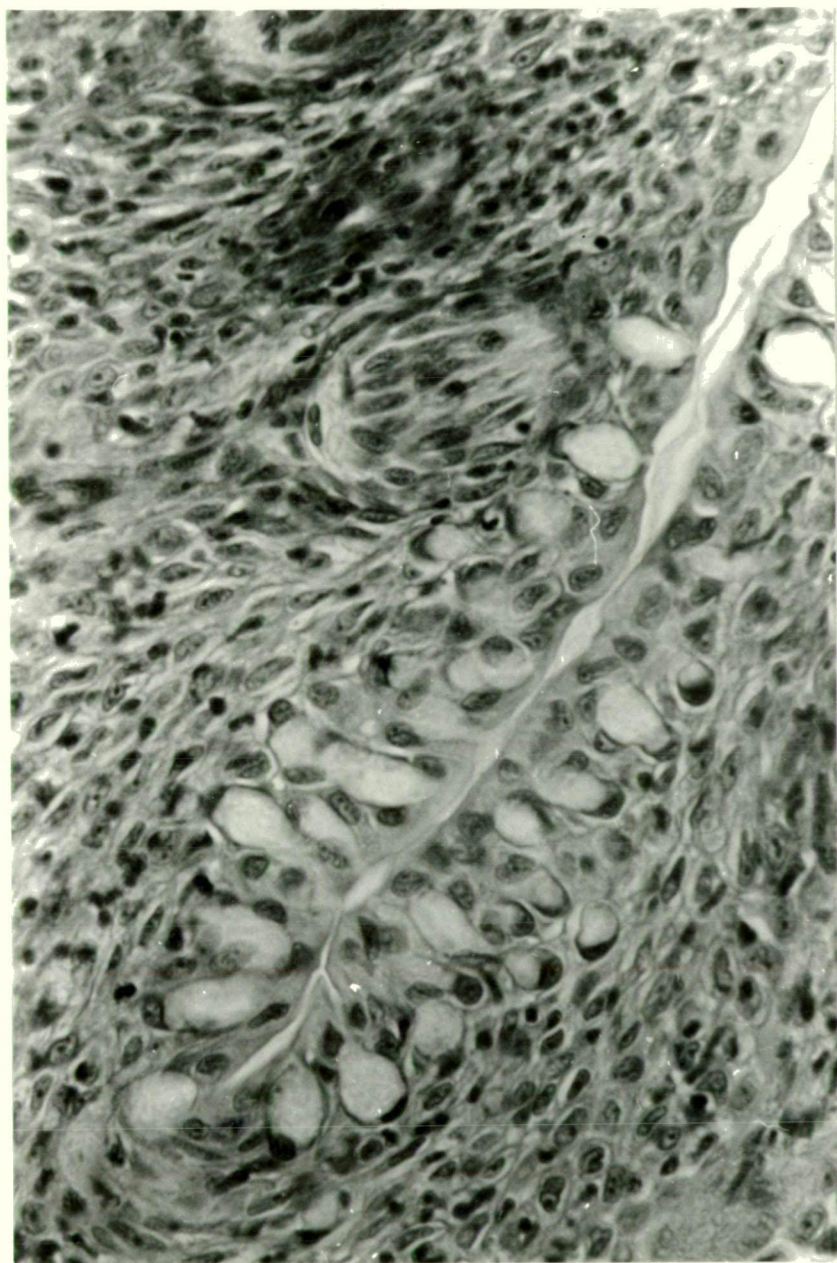
10.kép. A garat felső falának t.mucosája /400 x/
Az epidermisben érzékbimbók a hámkripta oldalában
kehelysejtek vannak.

3. A garat felső fala

A garat alapján és oldalán a kopoltyu-készülék helyezkedik el. A garatüregből négy kopoltyu-rés nyílik, amelyeken fésűszerű szűrőkészülék található. A garat felső falát vastag, laza szerkezetű nyálkahártya borítja, amely epidermisből, lamina propriából és submucosából épül fel.

Az epidermis vastag el nem szárusodó laphám, amelyben a sejtek elrendeződése és az előforduló sejttypusok az ajakbőrnél leírt képet mutatják. Jellemzője a garathámnak, hogy a felszínéről egyszerű, néha elágazó kripták nyomulnak a mélybe. A kripták területén a hám mélyen lenyulik a lamina propriába. A hámkriptákba a kehelysejtek tömege ünti váladékát. A kripták felső egyötöd-egyhatod része általában nem, vagy csak elszórtan tartalmaz kehelysejteket és ehhez a részhez gyakran izlelő bimbók is kapcsolódnak. A hámkripták tehát komplex mirigyként foghatók fel, amelyeknek valamelyest kivetűző csövkük is differenciálódott. PAS-reakcióval jól megfigyelhető a váladék a kehelysejtekben a kripták lumenében és a hám felszínén is, amint a mirigyből kinyomulva szétterül. A garat felső falának epidermisében sűrűn helyezkednek el a fent leírt komplex mirigyek és feltűnően nagy számban találhatók itt a nagyméretű, hosszú izlelőbimbók. A leírtak alapján a garat felső fala fontos receptor mező, amely a táplálék anyagok kiválogatásában játszik szerepet. Megfigyelhető a pontynál, de sok más halfajnál is, hogy táplálkozásakor a nem megfelelő falatokat kiköpi.

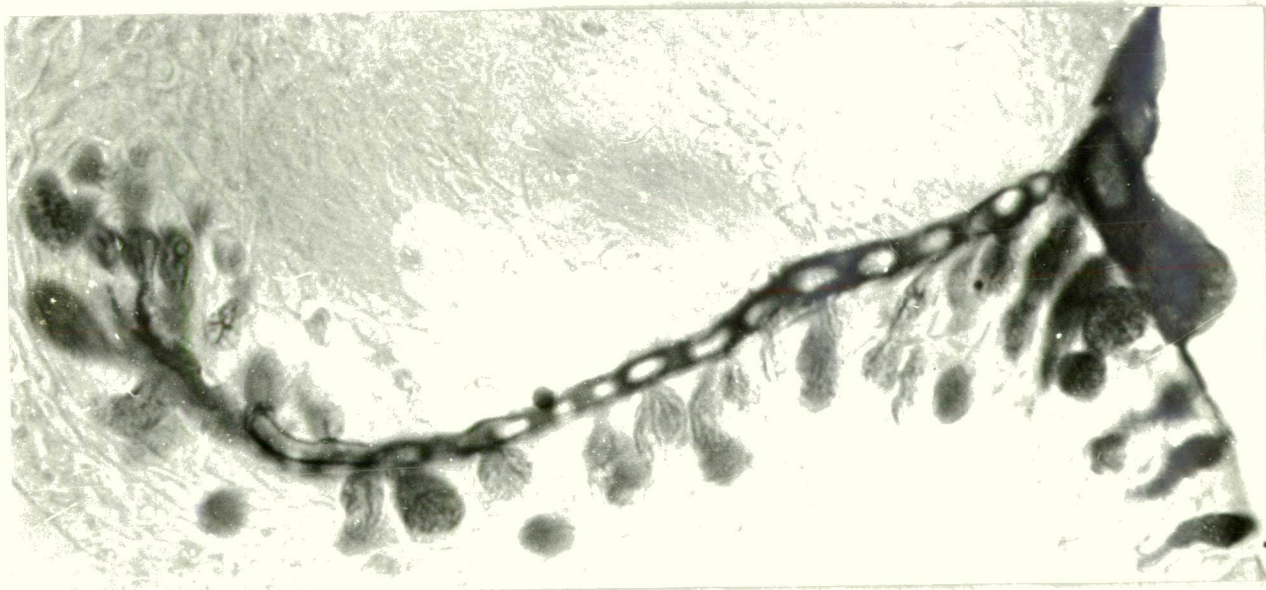
Az epidermis és a lamina propria határa erősen tagolt. A hámkripták területén benyuló hámcsapokat a kötőszövet rostos lemeze veszi körül, amelyben vékony harántcsikolt izomrostok is megfigyelhetők. Az izlelőbimbókhoz karcsu kötősző-



11.kép. Komplex mirigy és érzékbimbó a garat felső falának epidermisében. /2400 x/



12.kép. Ponty garat komplex mirigyei a kehely-
sejtekkel. /400 x/. PAS.



13.kép. Ponty garat: a mirigyben és a felszínen
PAS-pozitív váladék látszik /1600 x/

veti szemölcsök nyulnak fel. Jellemző a l. propriara, hogy sok kötőszöveti sejtet tartalmaz, sok benne a kötőszöveti rost, amelyek a harántcsikolt izomrostokkal laza rácsozatot alkotnak.

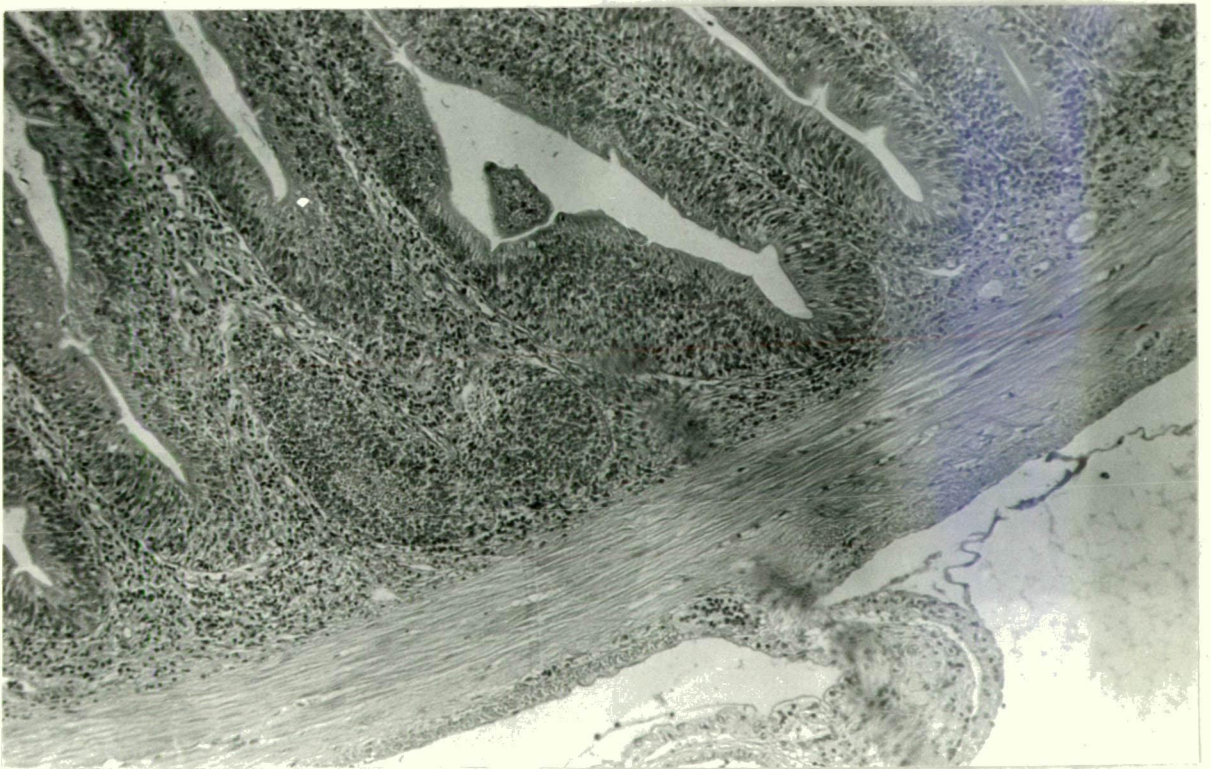
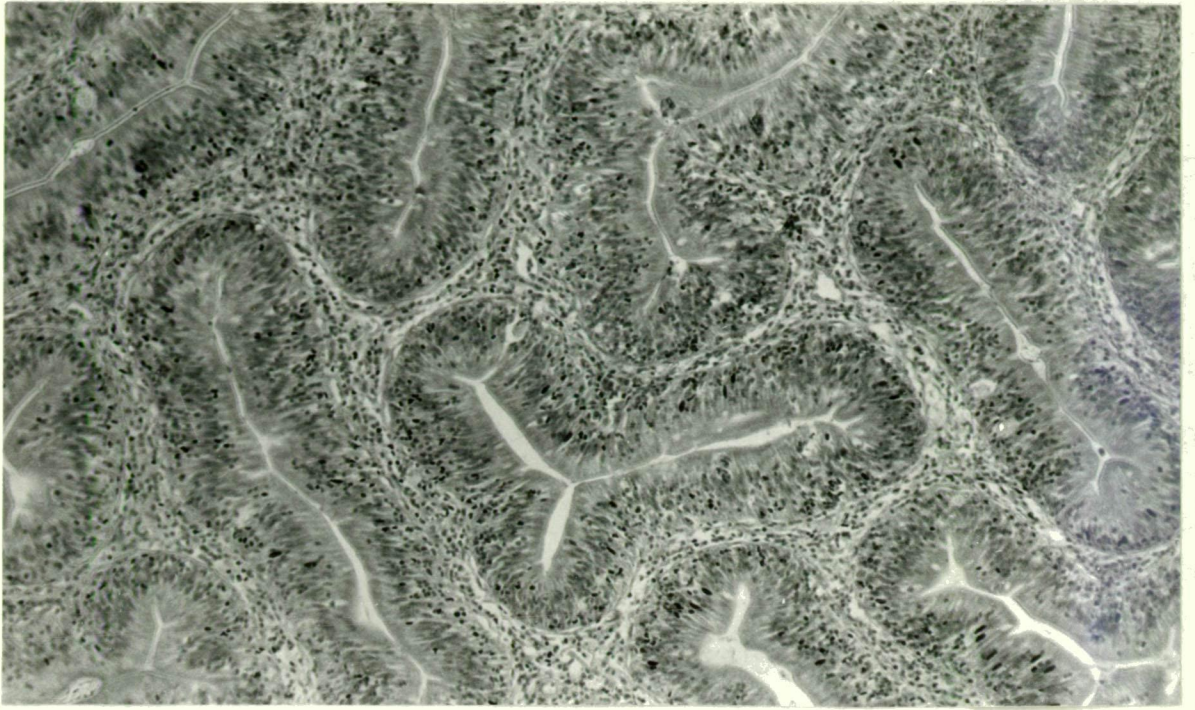
A submucosa vastag rétegében is sok a kötőszöveti sejt, viszont csökken a rostok mennyisége. Jól megfigyelhető, hogy minnél mélyebbre haladunk, úgy nő a harántcsikolt izomrostok száma. A legalsó részen a zsírszövet erős felszaporodása és az izomrostok mennyiségének a csökkenése jellemző.

IV. A TÖRZSBÉL HYSTOLOGIAI VIZSGÁLATA

A törzsbél bevezető szakasza az alsó garatcsontok között található egészen rövid nyelőcső. A szerv belső felületén hosszanti redők vannak. A bélcső további szakaszai a gyomor, a középbél és az utóbél a testüreg középső és alsó részében helyezkednek el. Felfüggesztésüket a guanin tartalmu, zsírszövetet is gazdagon tartalmazó mesenterium látja el.

1. A gyomor szövettana

Az un. békés halaknál, mint amilyen a ponty is, általában nem tesznek említést külön gyomorról. Valóban ezeknek az állatoknak nincs makroszkóposan elkülöníthető gyomruk, viszont a nyelőcső után következő, - a ductus choledochus szájadékáig terjedő belcsatorna szakasz olyan jelentős szövettani és cytologiai különbségeket mutat a középbéllel szemben, hogy a mikroszkópos anatómia ezt a belcsatorna részt gyomornak tartja.



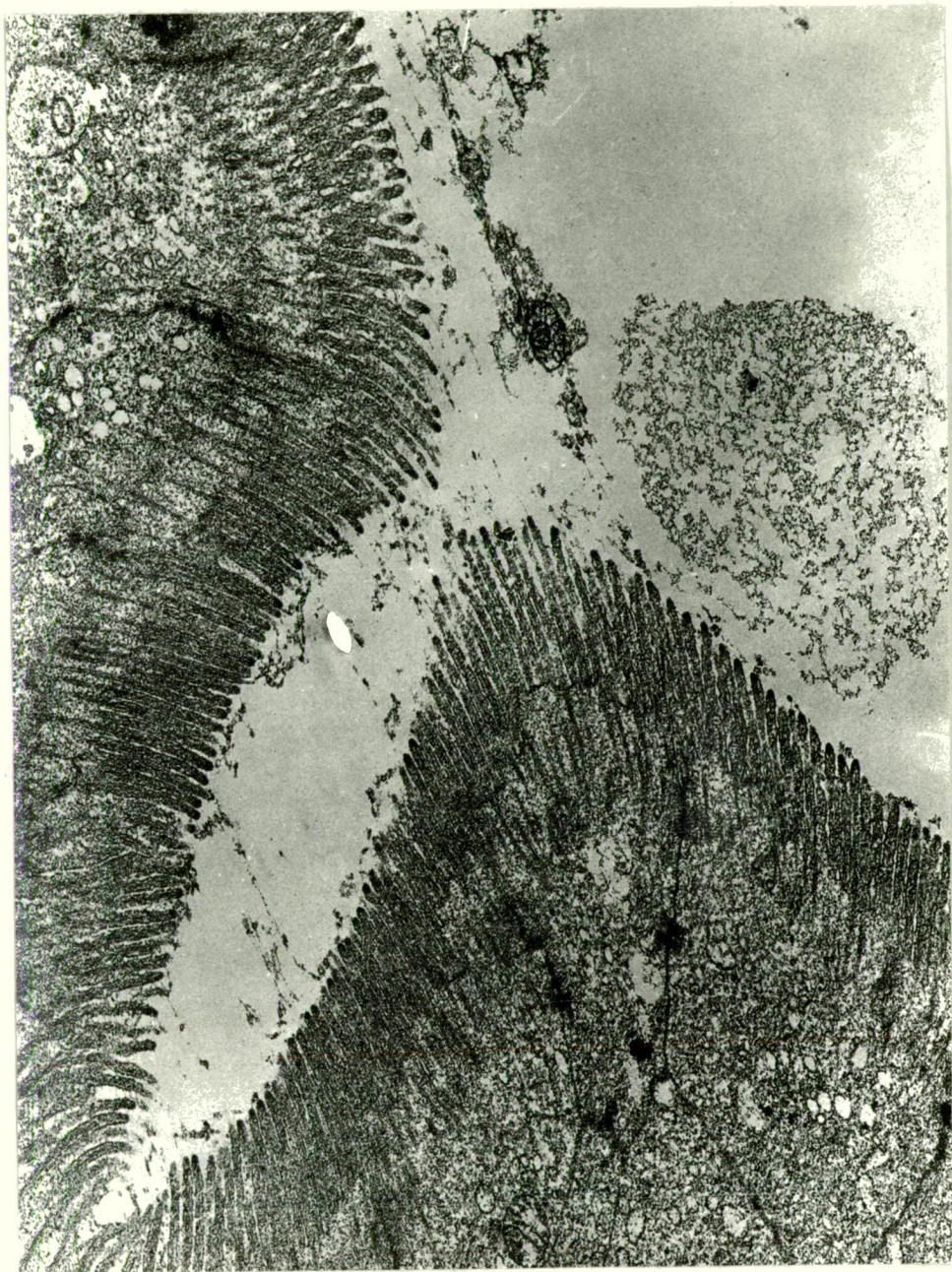
13.kép. Ponty gyomor keresztmetszete.

A tunica mucosa redői látszanak.

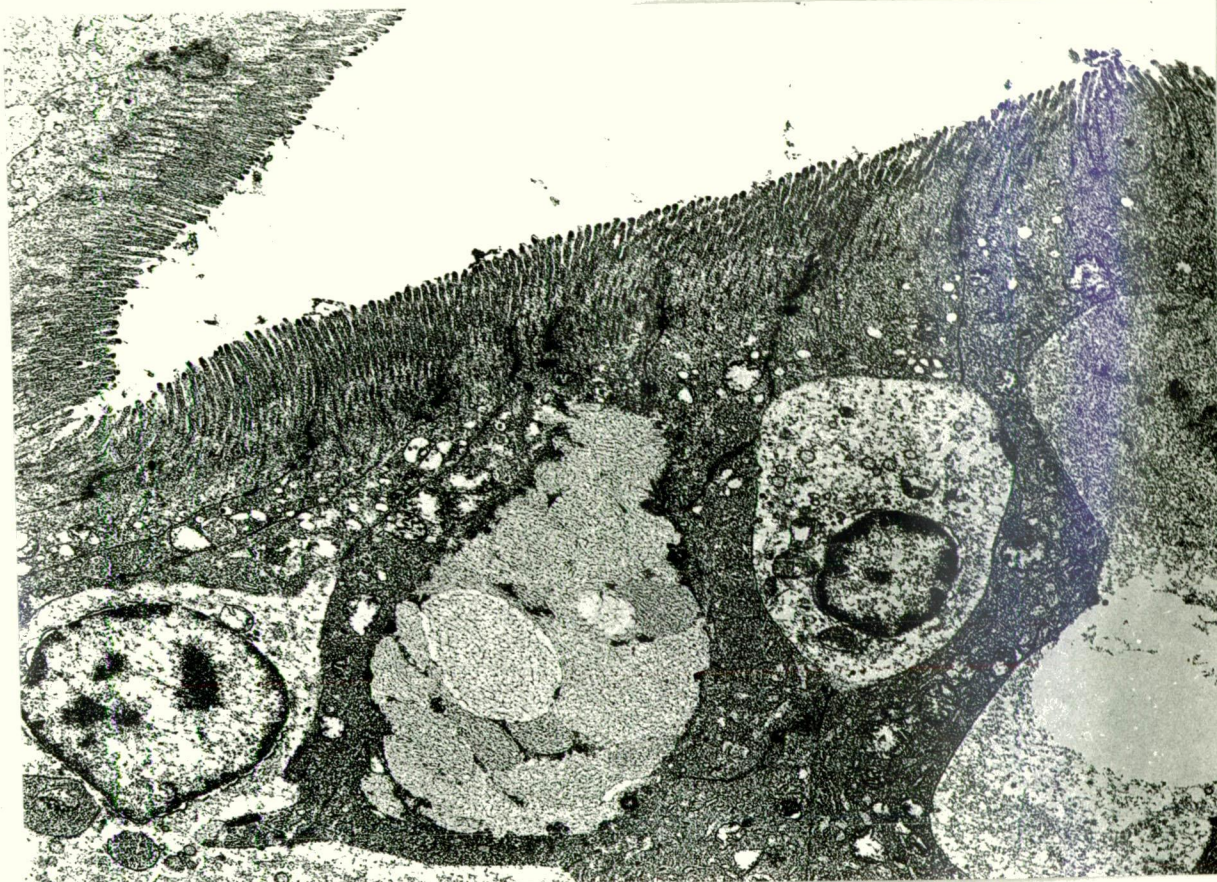
A ponty gyomra 5-10 cm. hosszú egyenes lefutású tágult bélcsatorna szakasz. Szövettanilag jól elkülöníthető rétegei: a tunica mucosa, a tela submucosa, a tunica muscularis és a tunica serosa.

A tunica mucosa bonyolult sűrű redőhálózatot képez. A redők rendkívül magasak, karcsuak és szorosan követik egymást úgy, hogy szinte csak kriptaszerű szűk réseket hagynak maguk között. A lamina epithelialis egyrétegű hengerhám. A hámsejtek hosszúak, vékonyak és kb. 40-50 mikron magasak. A megnyult magvak a sejt basalis részén találhatóak. A redők alján a hámsejtek kisebbek, plazmájuk sötétebbre festődik, magvak pedig kerekesebb és kromatinban gazdagabb. Az epitheliumban nem lehet elkülöníteni fő- és fedősejteket. A redők csúcscrészén sok kehelysejt található, de a középrésztől a redők alapja felé számuk hirtelen fogy.

Elektronmikroszkópos képeken szembe tűnő a hámsejtek magas vékony bolyhokból álló mikrobolyh szegélye. Jól látszanak a mikrobolyhok alatt futó filamentumok keresztmetszetei, de láthatók olyan hosszanti filamentum nyálábok is, amelyek benyomulnak a mikrobolyhokba és az azokra jellemző mozgásokat váltják ki. A hámsejtek egymáshoz szorosan illeszkednek. A junctionális képződmények közül jól megkülönböztethetők a zonula occludensek, a zonula adherensek és a macula adherensek. Desmosomák a mélyebb régiókban is megtalálhatók. Interdigitációs befűződések nincsenek, a sejtmembránok egyenes vonal mentén találkoznak. Valamennyi hámsejt szinte önálló felszívó, vagy excretiós működést végez, a sejtek között rések, járatok nincsenek. A mikrobolyhok alatti régióban a filamentum nyálábok között sok az apró vesiculum. Vannak a hámiban pusztuló sejtek is. Ezek magva közel kerül a felszín-



15.kép. Ponty gyomor. Hámsejtek apicalis része.
/12 000 x/. Jól látszanak a junctiók, a karcsu mikrobolyhok és a feléjük futó hosszanti filamentumok.



16.kép. Ponty gyomorhám: Középen kehelysejt, két
szélén széteső hámsejteket lehet látni. / 8 000 x /

hez, a plazmában szétesett organeliumok és kisebb nagyobb vesiculumok láthatók. A mag még épnek tűnik, de már az egész sejt a dezintegrálódás jeleit mutatják. A hámsejtek között feltűnnek a kehelysejtek jellegzetes formái. /L.15-16.kép/

A lamina propria laza kötőszövede vékony rétegben nyomul a redőkbe, ahol érdekes módon a redők csucsán kissé kiszélesedik. A l. muscularis mucosae vékony réteg, amelyből izomsejt nyalábok futnak a redők felszínéig.

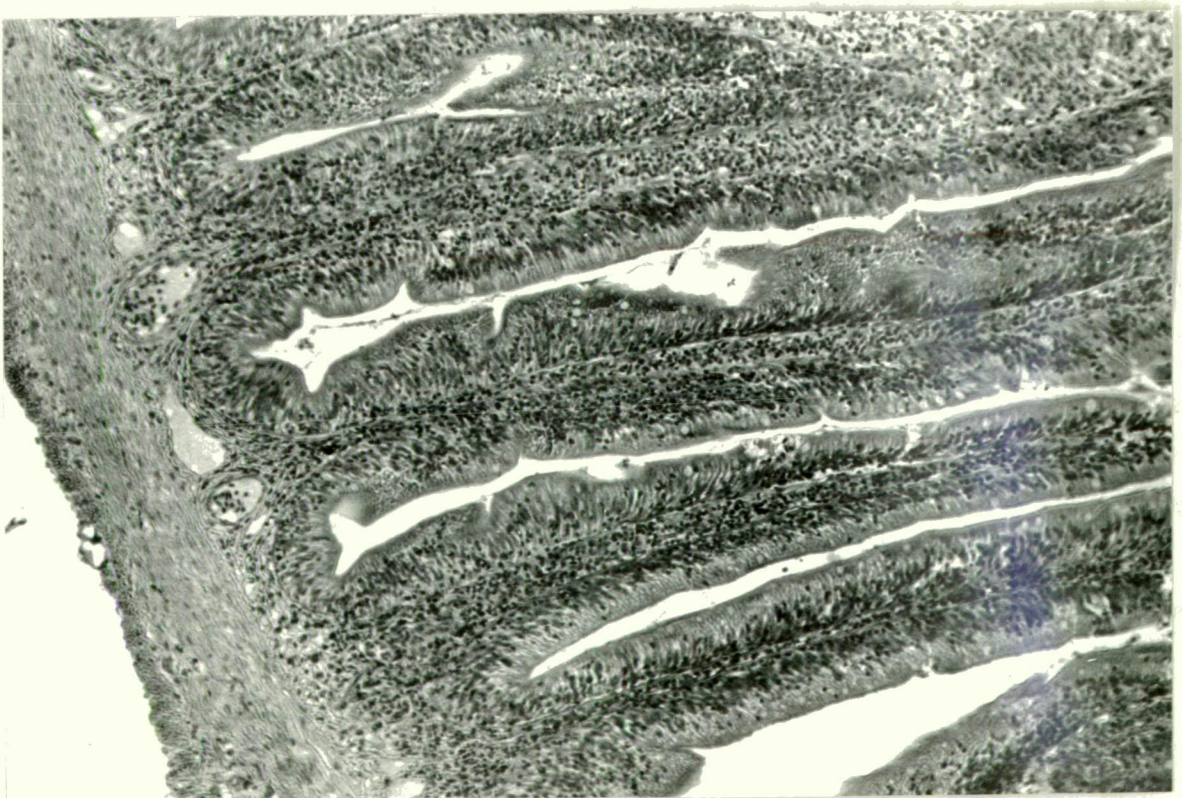
A tela submucosa sok kötőszövedeti sejtet tartalmaz, rostokban is gazdagabb, tömörebb, mint a nyálkahártya saját kötőszövede. Gyakoriak benne a szigetszerűen elhelyezkedő kisebb lymphocyta csoportok. A submucosában a bélcsatorna felszínével párhuzamosan futó véredények vannak. Ebben a rétegben terül el a későbbiek során ismertetendő Meissner féle idegfonadék.

A tunica muscularis kb. 200 mikron vastag. A belső stratum circulare és a külső str. longitudinale közötti viszonylag gazdag kötőszövedetben a plexus Auerbachi ducsejtjei még haem.-eosin-s metszeteken is jól felismerhetők. A simaizomzat véredényei a hosszanti réteg interstitialis kötőszövedében párhuzamosan haladnak az izomsejtekkel. Ezekből vékonyabb ágak idegrostokkal kísérve merőlegesen futnak át a circularis rétegen és szétágaznak a submucosában.

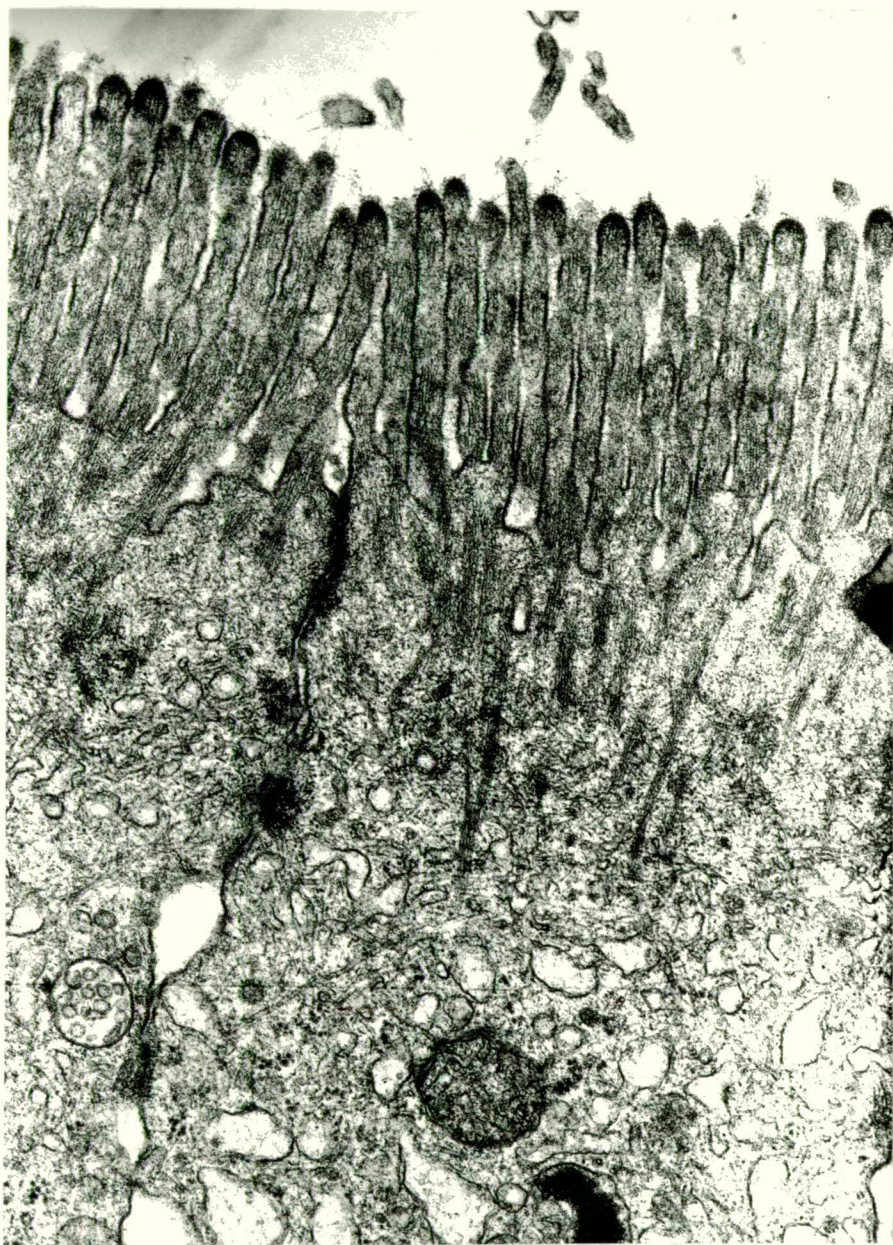
A tunica serosa egészen vékony rétege szorosan ráfekszik a külső hosszanti izomzatra. A coeloma felé néző felületén jól láthatók a mesothel sejtek lapos magvai.

2. A középbél szövettana

A gyomorvégnél kezdődő középbél lumene, falvastagsága csak fele a gyomorénak. Fénymikroszkóposan ugyanolyan rétegekből áll, mint a gyomor, de ha az egyes rétegeket a két szervnél összehasonlítjuk jelentős különbségek fedezhetők fel. A középbélben a tunica mucosa lényegesen vékonyabb, redői alacsonyabbak. A lamina epithelialis sejtjei nem olyan magasak. A redők l. propriaja valamivel vastagabb, mint a gyomorban. A redők basisa alatti kötőszövetben gyakoriak a nyiroktüszők. Végül az izomréteg is vékonyabb, mint a gyomorban.

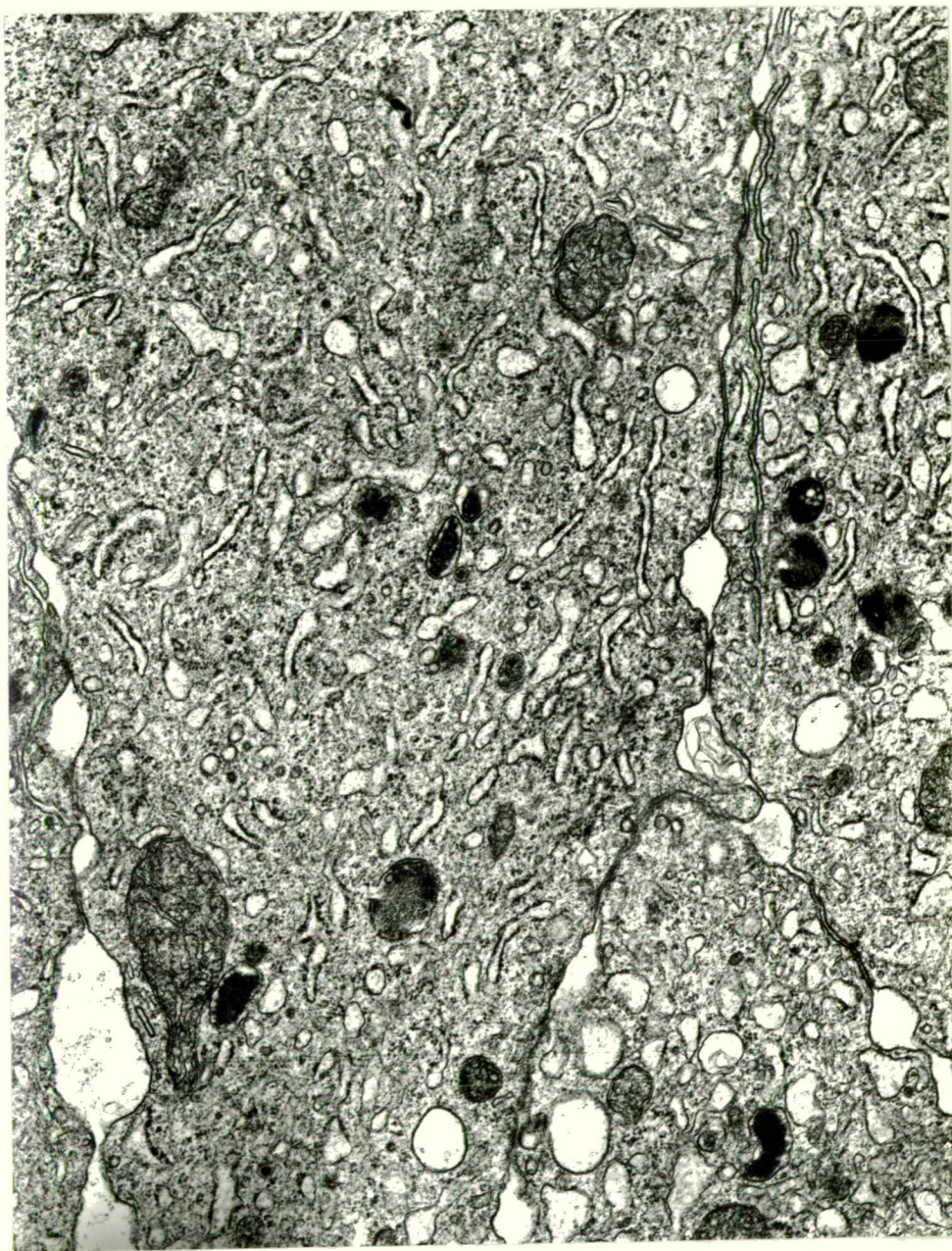


17.kép. Pony középbél keresztmetszet / 400 x /

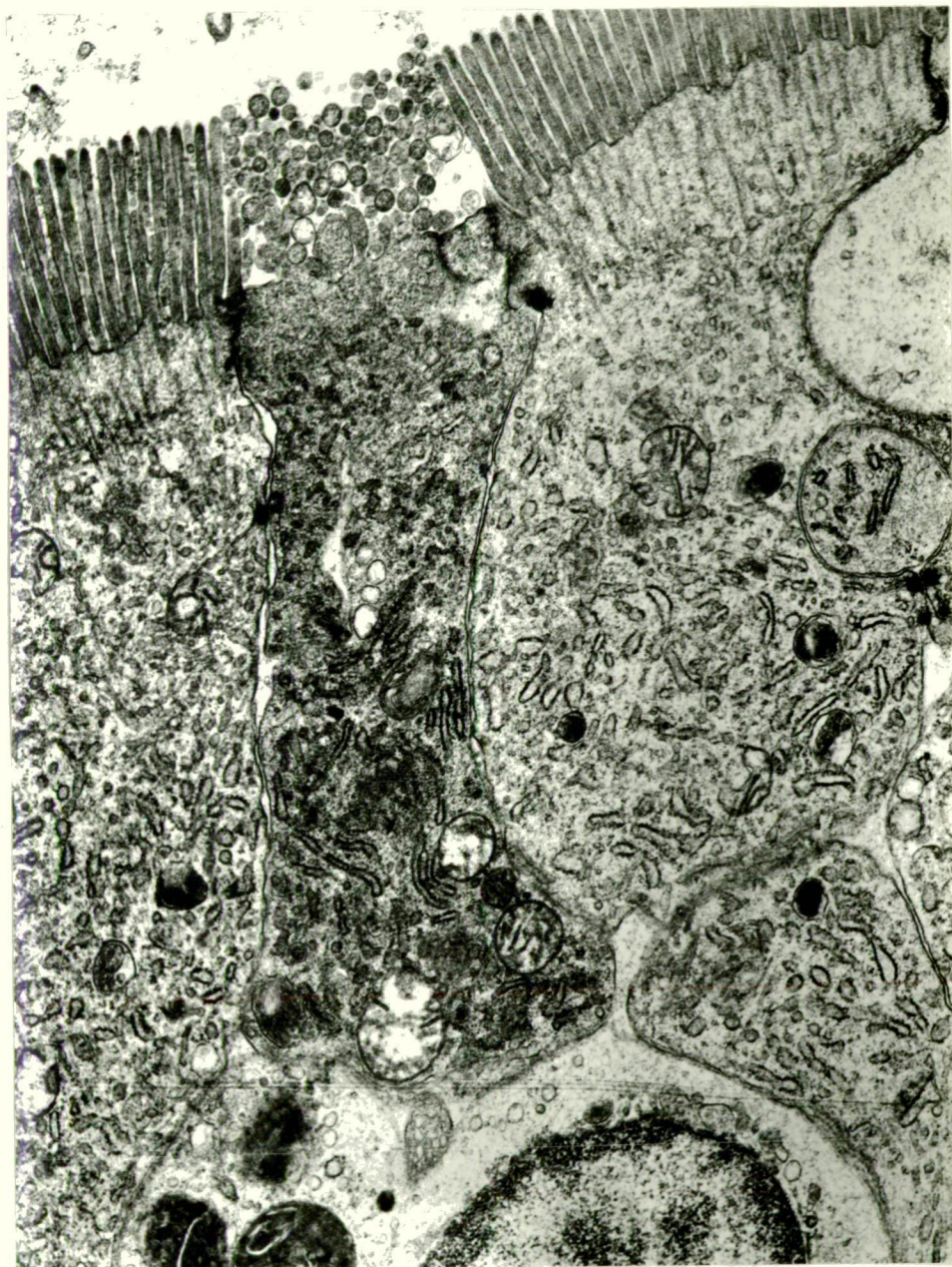


18.kép. Ponty középbél:Hámsejtek apicalis részlete.
Jól láthatók a mikrobolyhokba futó hosszanti filamen-
tumok,a bolyhok tövénél az endocytosis fázisai,a junc-
tiók és a hámsejtek közötti rések,tágulatok./28 000 x /

ELMI képek alapján sok olyan különbséget találunk, amelyek a közép bél hámsejtek nagyobb fokú aktivitására engednek következtetni, szemben a gyomor hámsejtjeivel. A közép bél nyálkahártyájának hámsejtjein a mikrobolyhok szélesebbek és nem olyan magasak, mint a gyomornál. Nagyobb nagyítású képeken jól látszanak a mikrobolyhok felé párhuzamosan futó mikrofilamentumok, amelyek jellegzetes hosszanti kötegeket alkotnak. A sejtek között feltűnnek a jellegzetes junctiók, de a membránok nem fekszenek szorosan egymáshoz, mint a gyomorban, hanem közöttük tág rések maradnak. A mikrobolyhok tövéénél endocytotikus vesiculumok lefűződése figyelhető meg, alább a plazmában apró vesiculumok tömege látható. Közöttük gyakran felfedezhető tüskés vesiculumok is. Jól fejlett ezekben a sejtekben a tubularis-ER, amely a felszívó sejtekben a felvett anyagok szállítását végzi. Felvételeimen is megfigyelhetők a sima-ER ciszternáiban lipid cseppek, amelyek felszívott előanyagokból itt reszintetizálódnak. A sejt felszínétől a sejt alapja felé jól kivehető a különböző lysosoma típusok kialakulása. Az endocytosisal a sejtbe került nagy molekulájú anyagok lebontását ezek a lysosomák végzik. A felszívó sejtek középső részében megnyult és kerek krisztás mitochondriumok láthatók. Aktiv működésre utal a sejtek basalis részének ELMI képe. Jól reprezentálja ezt a fejlett ER, amelynek ciszternái körül szabad ribosomák sűrű csoportjai vannak. A 21. képen capillarissal kapcsolatban lévő sejt basalis régiója látszik. Jól kivehető a hajszáledény endothelje és a bélhámsejt között húzódó membrana basalis. Az epithel sejtek alapi része tömve van mitochondriumokkal, amelyek energiát szolgáltatnak az in-



19.kép.Ponty középbél: Felszívó sejtek középső
régiója.Jól megfigyelhetők a hámsejt membránok közöt-
ti járatok,a plazmában a tubularis ER lisosomák és
néhány mitochondrium./ 16 000 x /



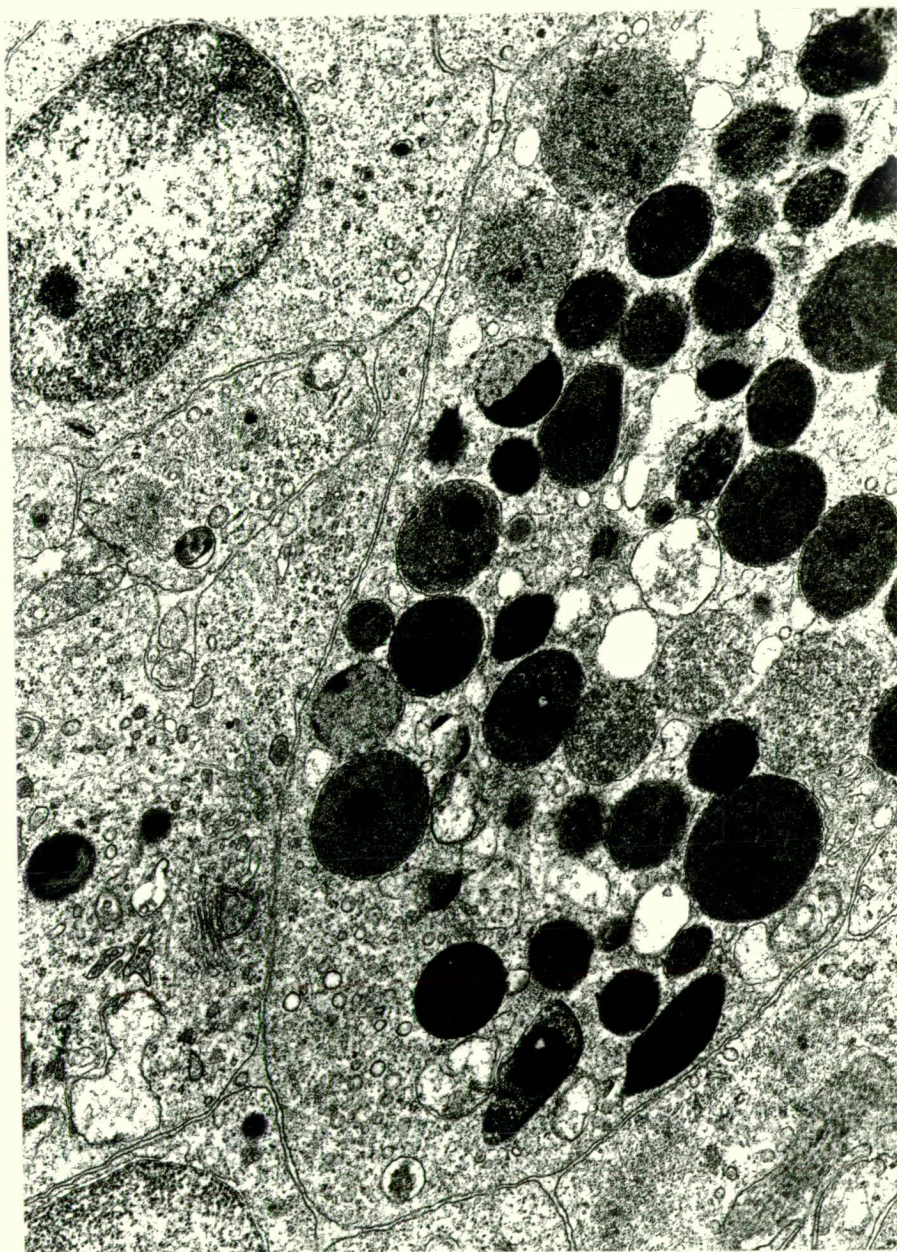
20.kép. Ponny középbel. Secretiós és felszívó sejtek.

/ 12 000 x /

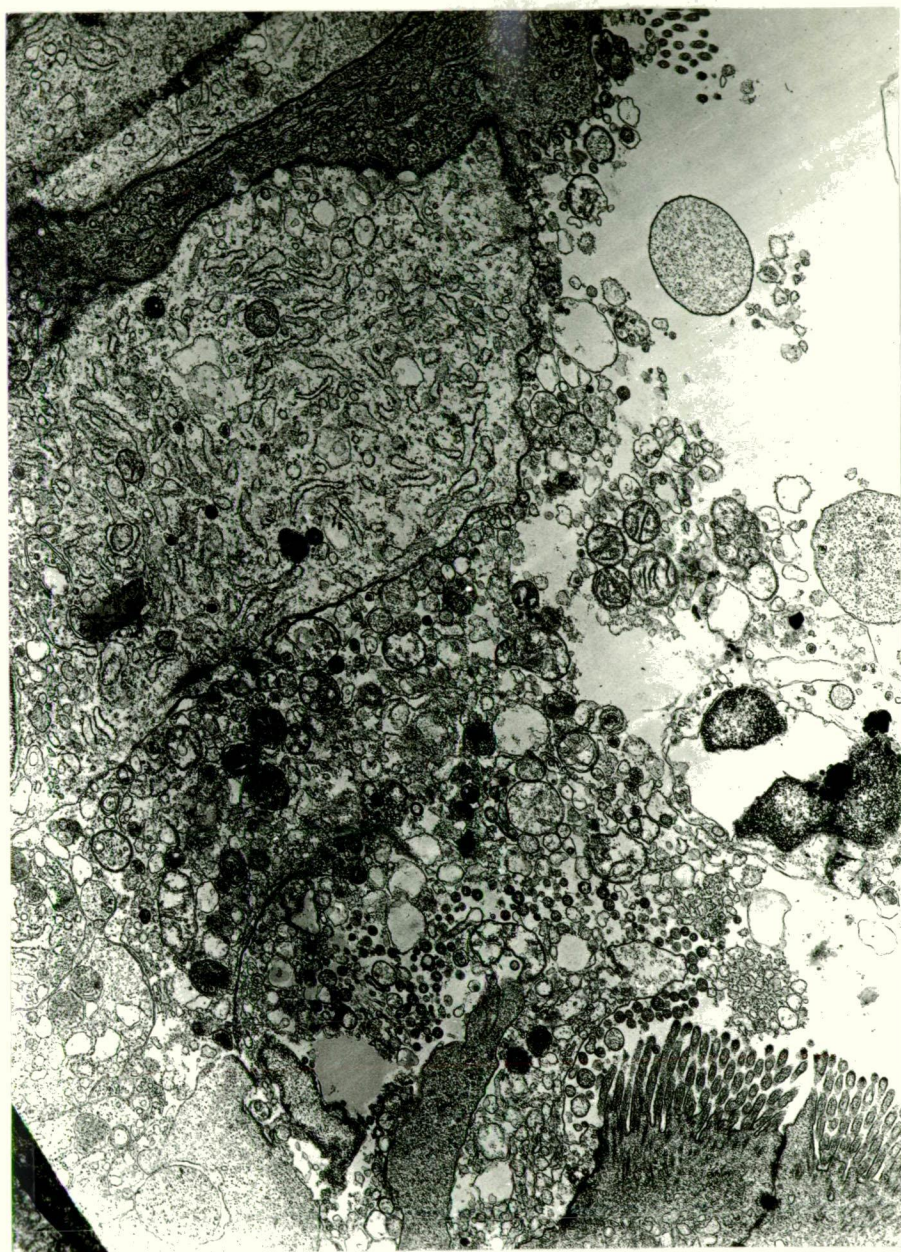


21.kép. Ponty középbél.Hámsejt alapi része
cristás mitochondriumokkal.Alatta véredény-
capillaris egy erythrocytával. / 12 000 x /

tenzív anyagtranszportához. Az endothel sejt plazmájában kisebb-nagyobb vesiculumok tömege figyelhető meg. A 21. képen jól láthatók a capillaris lumene felé képződő exocytoticus vesiculumok. A capillarisban egy erithrocita hosszmetzeti képe látszik. A mikroboholy szegéllyel rendelkező felszívó sejtek között gyakran találhatók olyanok, amelyek látszólag a pusztulás jeleit mutatják. Alaposabb vizsgálat után kiderül, hogy rendkívül fejlett bennük a szemcsés ER, amelyről a felszín felé sima membránnal határolt, eltérő denzitású vesiculumok indulnak. A sejtek felszínén különböző nagyságú exocytoticus vesiculák tömege látszik. A leírtak alapján ezeket secretiós sejteknek tarthatjuk. /L. 20. kép/. A redők alapi részén előfordulnak olyan sejtek, amelyekben egymást érik a nagy váladékkal telt vesiculumok, olyannyira, hogy közöttük az ER alig kivehető. Ezek a sejtek az emlősök közepbelére jellemző Paneth-féle sejtekre emlékeztetnek. /L. 22. kép/. A 23. képen látható pusztuló sejtek gyakran tűnnek fel az epitheliumban. Ezeken a bélumenbe került szétsetett organellek maradványai /sejtmag, mitochondrium stb./ figyelhetők meg.



22.kép. Ponty középbel. Secretiós sejt nagy vála-
dék szemcsékkal. /Paneth-féle sejt/, /16 000 x /

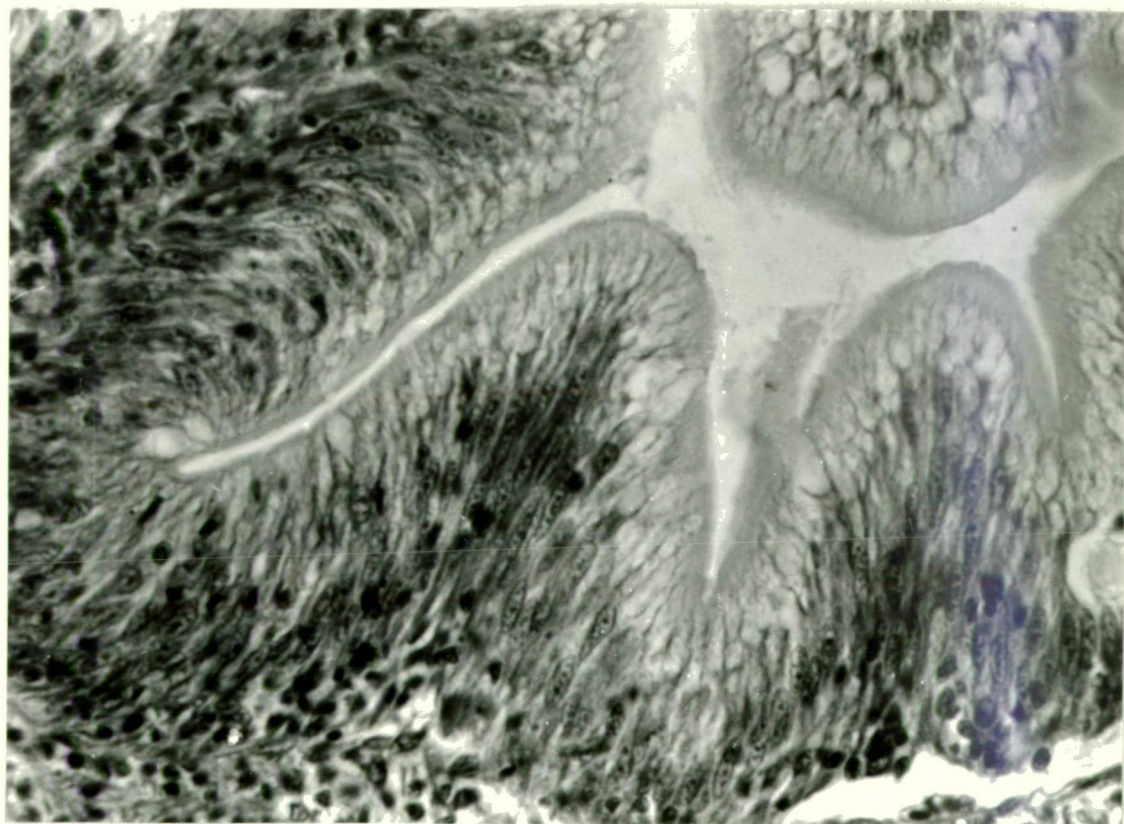


23.kép. Ponny középbel. Pusztuló hámsejtek.

/ 8 000 x /

3. Az utóbél szövettana

A középbél éles határ nélkül megy át a rövid, egyenes lefutású utóbélbe. Fénymikroszkóposan ugyanazokat a rétegeket találjuk, mint az előbbi bélcsatorna szakaszokban. Jelentős különbségeket csak a nyálkahártya mutat. A tunica mucosa redői egészen alacsonyak és csak laza anasztomizáló hálózatot alkotnak. A redők béllumen felé tekintő vége tompán lekerekített, a lapi részük széles. A 1. epithelialisban a felszívó sejtek száma redukálódik, viszont szinte egymást érik a kehelysejtek.



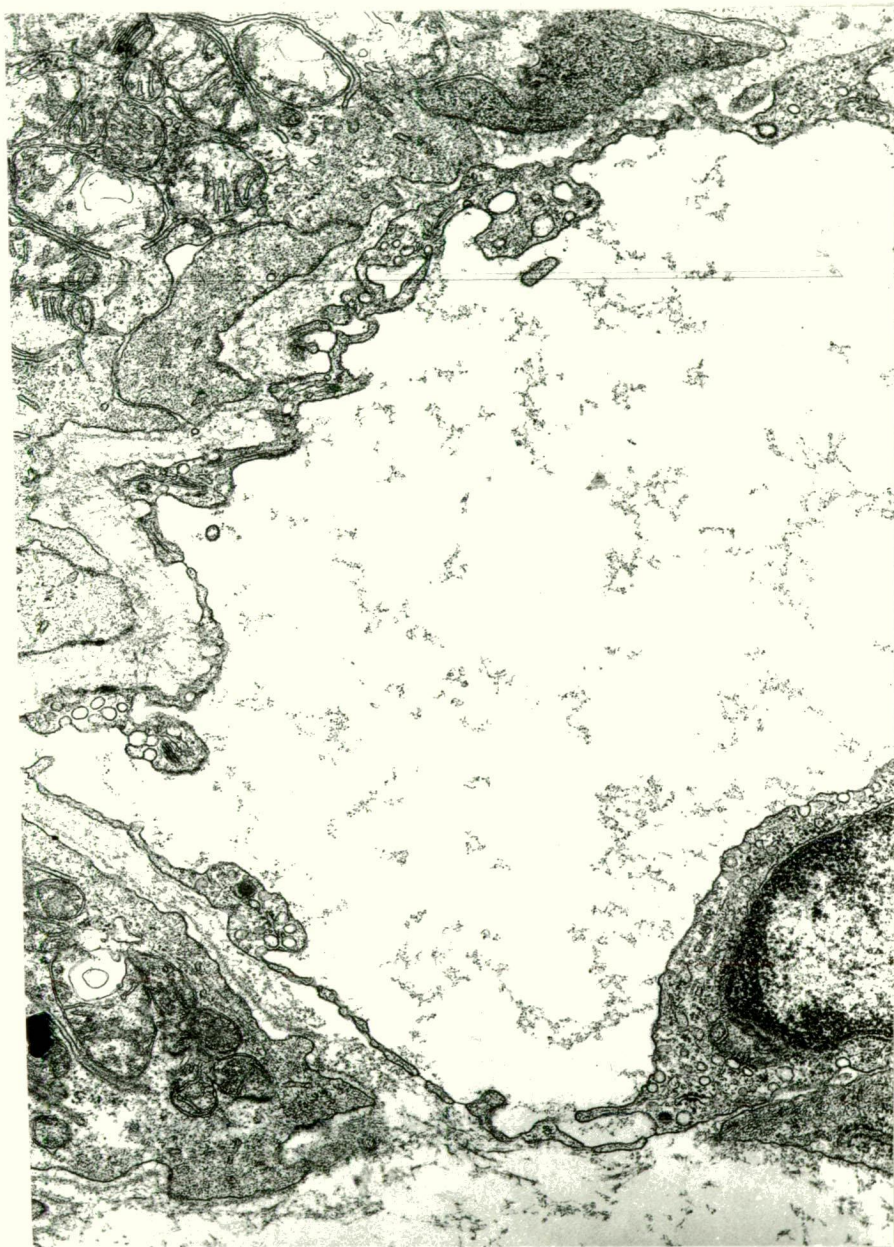
24.kép. Ponty utóbél keresztmetszet. Az alacsony bélredők hámja tele van kehelysejtekkel.



25.kép. Ponty utóbél.Hámsejtek supranuclearis része.

/ 12 000 x /

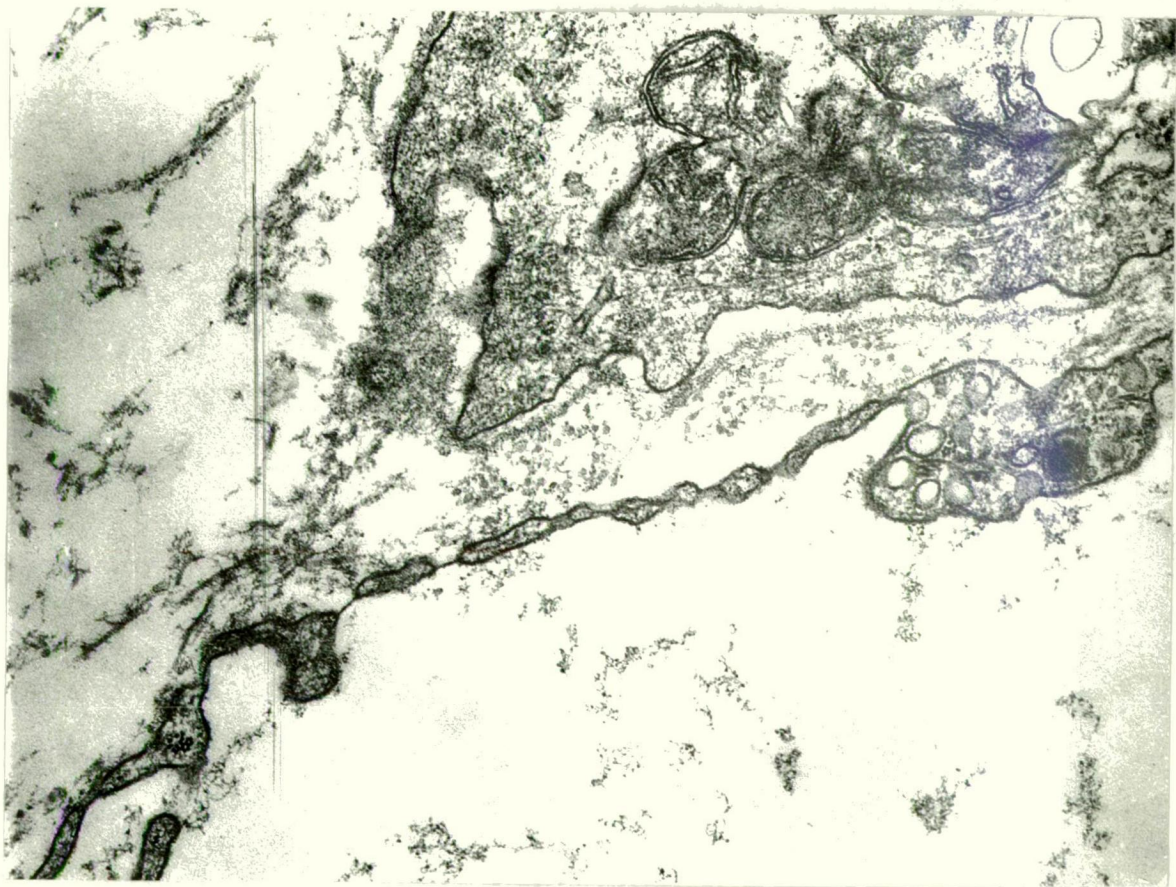
Az utóbél hámsejtek ultrastrukturája alapvetően különbözik a középbélben látottakétól. Lumeni felszínükön a mikrobolyhok egészen alacsonyak, hosszuk kb. egyötöde a középbél felszívó sejtjein lévőeknek. Egységnyi területen számuk is kevesebb. A microvillusokra jellemző mikrofilamentumok itt is megtalálhatók, de azok a hosszanti filamentumrendszerek, amelyek mind a gyomorban, mind a középbélben jellemzőek voltak, itt már nem rendeződnek olyan szabályos hosszanti kötegekbe. A sejtek apicalis plazmájában kisebbek a vesiculumok és számuk is redukálódott, ugyanakkor relatív nő a mitochondriumok száma. A sejtek középső és basalis része differenciáltabb. A sejtmag basalis elhelyezkedésű, alakja kissé megnyult, rajta befűződések találhatók, diffúz chromatin állománya szegényes. Az ER közepes fejlettségű és a mag körül csoportosul. Főleg sima falu membránok építik fel, amelyek széleiről tág vesiculumok válnak le. A mitochondriumok száma a sejt középső és alapi részében is nagy. A sejtek egymás felé néző membránjai között megtaláljuk a junctiókat a lumeni felszín alatt, de desmosomalis erősítések egészen mélyen is előfordulnak. Ellenkéntben a középbél hámsejtjeinek kapcsolódásával, a membránok között nincsenek tág rések, hanem ugyanugy mint a gyomornál láttuk a membránok szorosan egymáshoz fekszenek. Az interdigitáció itt sem jellemző. A sejtek basisának a hajszáledényekkel való kapcsolatát jellemzi a 26. és a 27. kép. Jól látható a hajszáledény falát alkotó endothel sejt felépítése és ezzel összefüggő funkciója. A mag körüli plazma szélesebb, tele van endocytoticus vesiculumokkal. A plazma periférikus része elvékonyodik és körül öleli az



26.kép. Póty utóbél. Hámsejtek alapi részének és egy véredény capillarisanak a kapcsolata.

/ 16 000 x /

egész érület, egyes helyeken szélesebb plazmarészek emelkednek ki a lumen felé és sok vesiculumot tartalmaznak. Más területen a membránok összeérnek és az endothel fenestrálttá válik. A hámsejt és az endothel között nagy mennyiségű collagen rost szaporodik fel. Az intenzív anyagtranszportra utal, hogy a hámsejtek basalis részén rendkívül nagy a mitochondriumok száma és a sejtmembrán basalis csikolatot hoz létre.



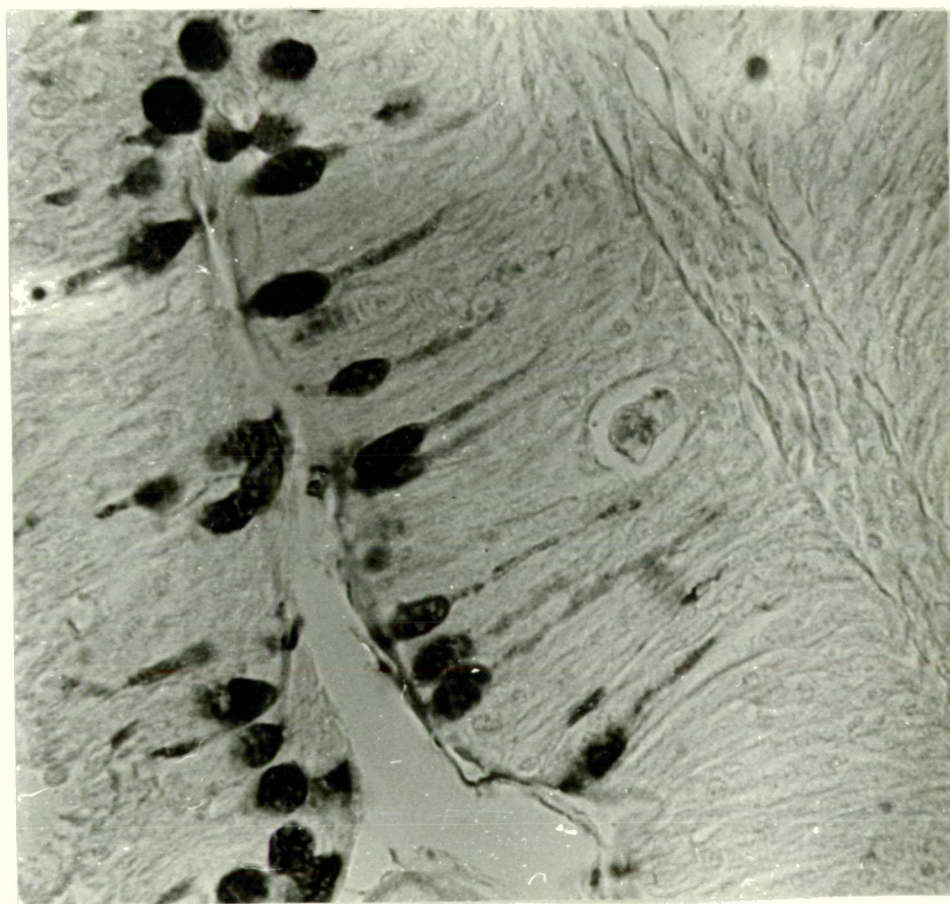
27.kép. Ponty utóbél. Hámsejt és endothel sejt viszonya. Jól látható az endothel fenestráltsága.

/ 36 000 x /

4. A bélcsatorna kehelysejtjei és azok képződése

A kehelysejtek a ponty emésztő készülékében végig követhetők a fejbéltől kezdődően a bélcsatorna egész hosszában. A száj-nyálkahártyában számuk korlátozott, a garat felső falában - mint már korábban írtam - komplex mirigyekbe csoportosulnak. A gyomor és a középbél területén a redők csúcsi részében nagyobb számban, a redők alapja felé egyre fogyatkozó mennyiségben találhatók. Legtöbb azonban az utóbélben található belőlük, itt a redők hámját szinte csak kehelysejtek alkotják.

Fénymikroszkóposan az érett kehelysejtek jól elkülöníthető váladékkal telt feji részből és egészen elvékonyodó nyélből állnak. A kehelysejtek nyele tartalmazza a sejtmagot és a sejtek nyele leér a m. basalisig. Jó festési eljárásokkal /pl. PAS-reakció, alciankék/ a váladékcseppek a fejrészben jól megfigyelhetők. A kehelysejtek eredetére vonatkozóan elfogadható Rutschke /1973/ álláspontja, mi szerint azok differenciálatlan bélhámsejtekből származnak. ELMI vizsgálatok azt mutatják, hogy a kehelysejtek fejlődésük első stádiumában alig különböznek a hámsejtektől. Alakjuk és szerkezetük nagyon hasonlít, felszínükön a bélcsatorna szakasznak megfelelő mikroboholy szegélyt viselik. A fej és a nyélrész nem különíthető el, viszont a sejt apicalis zónájában sok a mitochondrium. A sejtek differenciálódását az mutatja, hogy perynuclearisan intenzív fejlődésnek indulnak a különböző membrán rendszerek. Különösen fejlett a sejtben a Golgi-apparátus és a szemcsés-ER, de nagy a szabad riboszomák száma is. A váladék szintézise az ER-ban indul meg és a Golgi készülékben folytatódik.

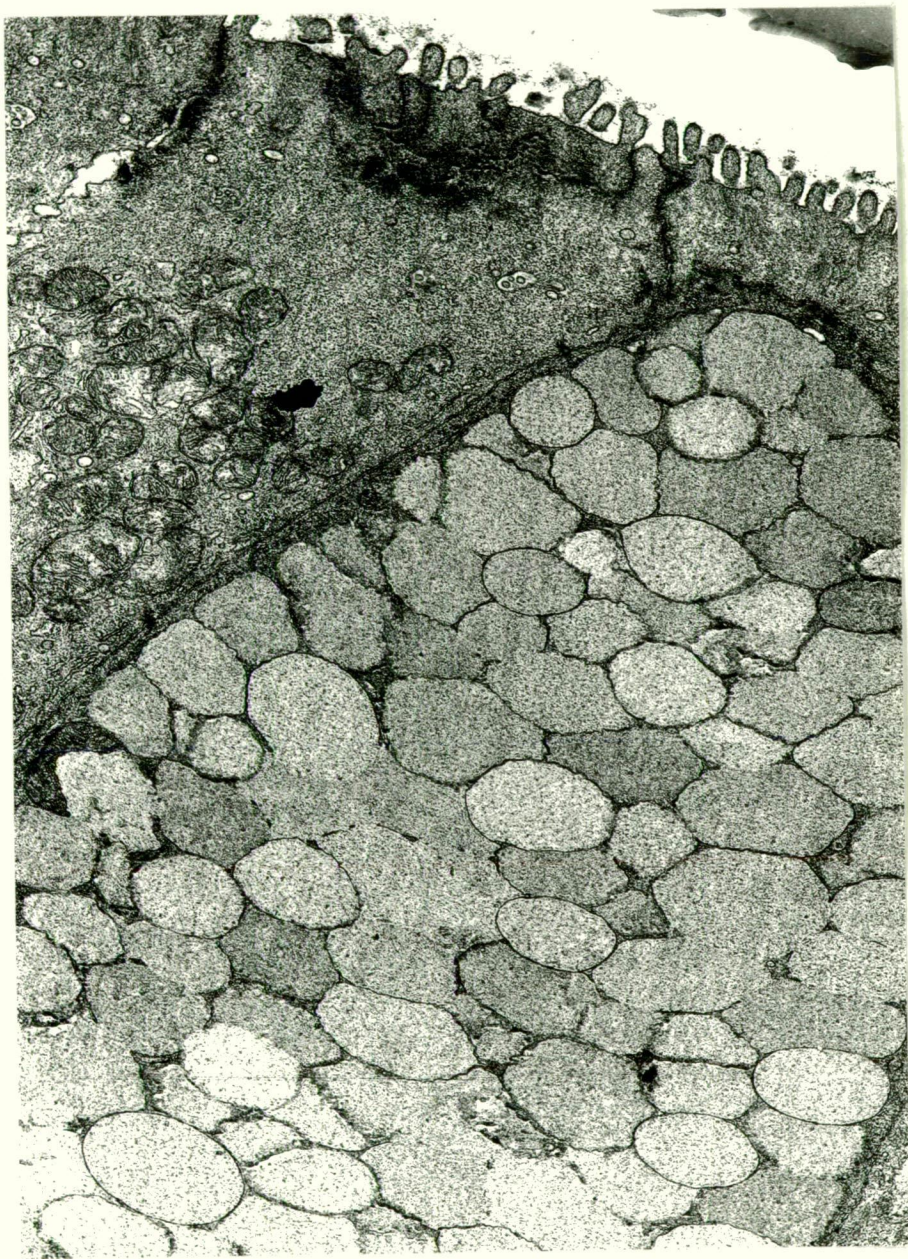


28.kép. Ponny középbel. A kehelysejt feji részében váladék létezik. PAS-reakció / 1 800 x /

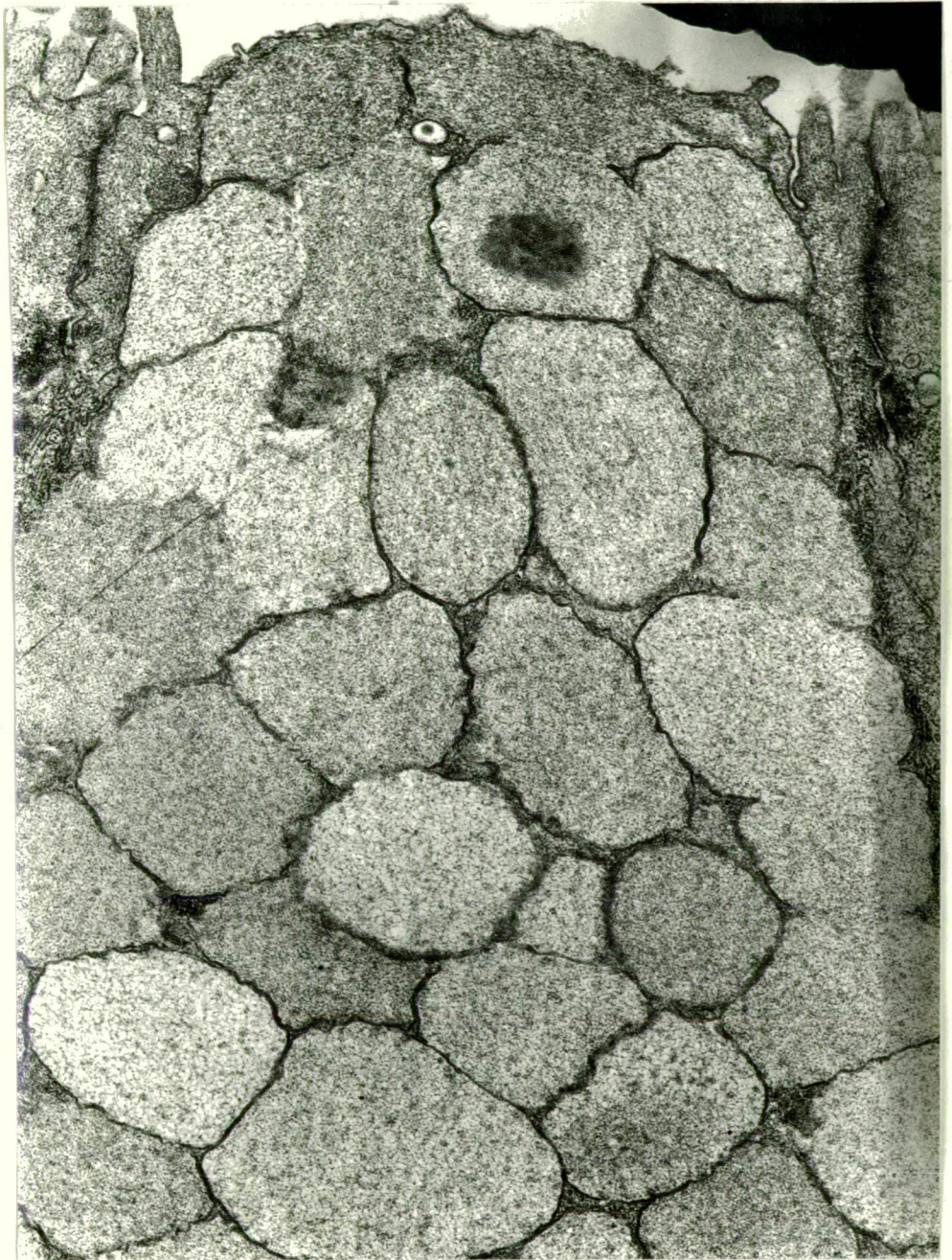


29.kép. Ponty végbél: kehelysejt nyél-része a sejtmaggal. Perynuclearisan fejlett szemcsés-ER, sok szabad ribosoma figyelhető meg, apicalisan közép felé fejlett Golgi-apparátus a róla le-füzdődő vesiculumokkal. / 12 000 x /

30.kép. Ponty végbél: Kehelysejt feji része váladékkal
telt vacuolumokkal. A váladékcsöppeket körülvevő Golgi-
membrán sok helyen felszakadozik. /12 000 x /



A 29.képen jól látszik a perynuclearisan elhelyezkedő fejlett szemcsés-ER és a hozzá apicalisan közép felé kapcsolódó Golgi-apparátus gazdag ciszterna-rendszere. Megfigyelhető, hogy a Golgiról apró vesiculumok válnak le, amelyek a sejten felfelé haladva egyre nagyobbakká duzzadnak. Nem fogadható el Rutschke azon nézete, hogy a secretum cseppek körül csak akkor képződik membrán, amikor azok a sejt apicalis pólusára érnek. Képeim is bizonyítják ennek az ellenkezőjét, ugyanis a membránok éppen a váladékcseppek felfelé haladásakor szakadoznak fel. A kehelysejtek érése során a váladékkal telt nagy vacuolumok száma egyre nő. Ennek következtében az apicalis sejttájék mitochondriumai fokozatosan dezintegrálódnak, majd eltűnnek. Az érett kehelysejtek csúcsi része kiszélesedik, mivel azt váladékcseppek töltik ki teljes egészében. A sejt lumen felé eső részét egészen keskeny plazmaszegély övezi. Ha a sejten a váladék megfelelő mennyisége felhalmozódott, azt a sejt kiüríti. Ilyenkor a kehelysejt apicalis membránja felszakadozik és a váladék a bél lumenébe ürül. A halak emésztőkészülékében található kehelysejtekben tipikus merocrin secretiós ciklus megy végbe. A nyálka ürítésekor a sejt apicalis membránja elpusztul. Az ürítést követően a regeneráció első lépéseként ezt a Golgi-rendszer újra képi. A kehelysejt membránja és a szomszédos sejtek membránjai szorosan egymáshoz simulnak, helyenként desmosomalis kapcsolat található közöttük.



31.kép. Ponty végbél: Kehelysejt apicalis régiója a váladék ürítés megkezdődésekor. A kehelysejt és a szomszédos felszívó sejtek membránjai között sejtkapcsoló struktúrák figyelhetők meg.

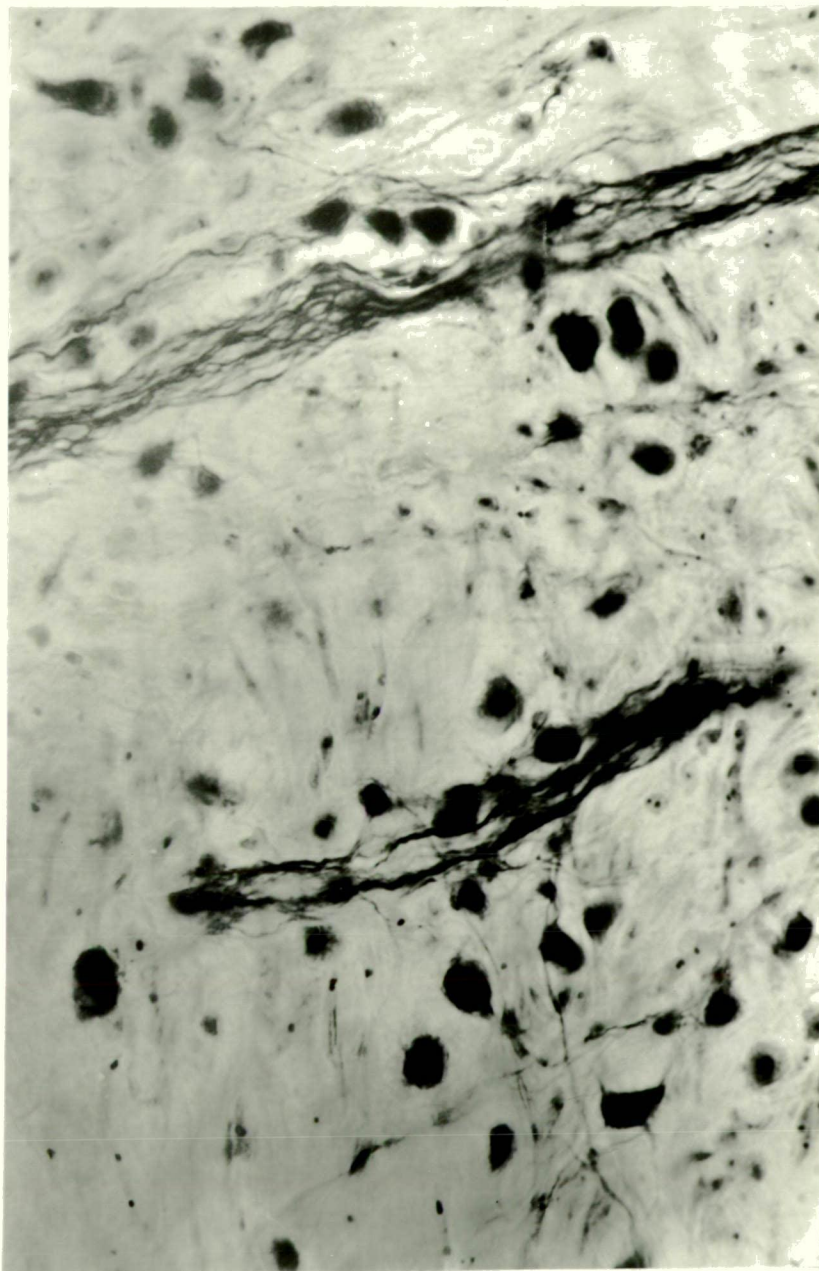
/ 28 000 x /

5. A bélcsatorna idegfonadékai és receptorai

A bélcsatorna falában kétféle idegfonadékról tesznek általában említést az irodalomban. Az egyik a submucosában található plexus submucosus Meissneri, a másik a körkörös és a hosszanti izomréteg között elterülő plexus Auerbachii. A ponty bélcsatorna körkörös izomrétegében található egy harmadik idegfonadék is, a plexus intramuscularis. Bende /1964/ Az idegfonadékok vizsgálata a bélcsatorna mozgásainak szempontjából fontos.

A *Cyprinus carpio* intermuscularis idegfonadéka laza szerkezetű. A hosszanti izomréteggel párhuzamosan futó fő rostkötegei is aránylag vékonyak és általában magányos idegrostok hálózata kapcsolja őket össze. A sejtek a fonadékban egyenletesen vannak szétszórva, aránylag kisméretűek és multipolarisak. A sejtek egyik csoportja Dogiel II. típusba tartozik. Ezeknél a dendriteket és a neuriteket nem lehet megkülönböztetni. Különösen a körkörös izomzat interstitiumában találhatók Dogiel I. típusu neuronok. Ezek nyúlványa a sejt közelében a Lawrentjev-lamellákra emlékeztető képződményeket formál. Egy nyúlvány messzire követhető, amint elágazás nélkül halad az idegrost köteg felé.

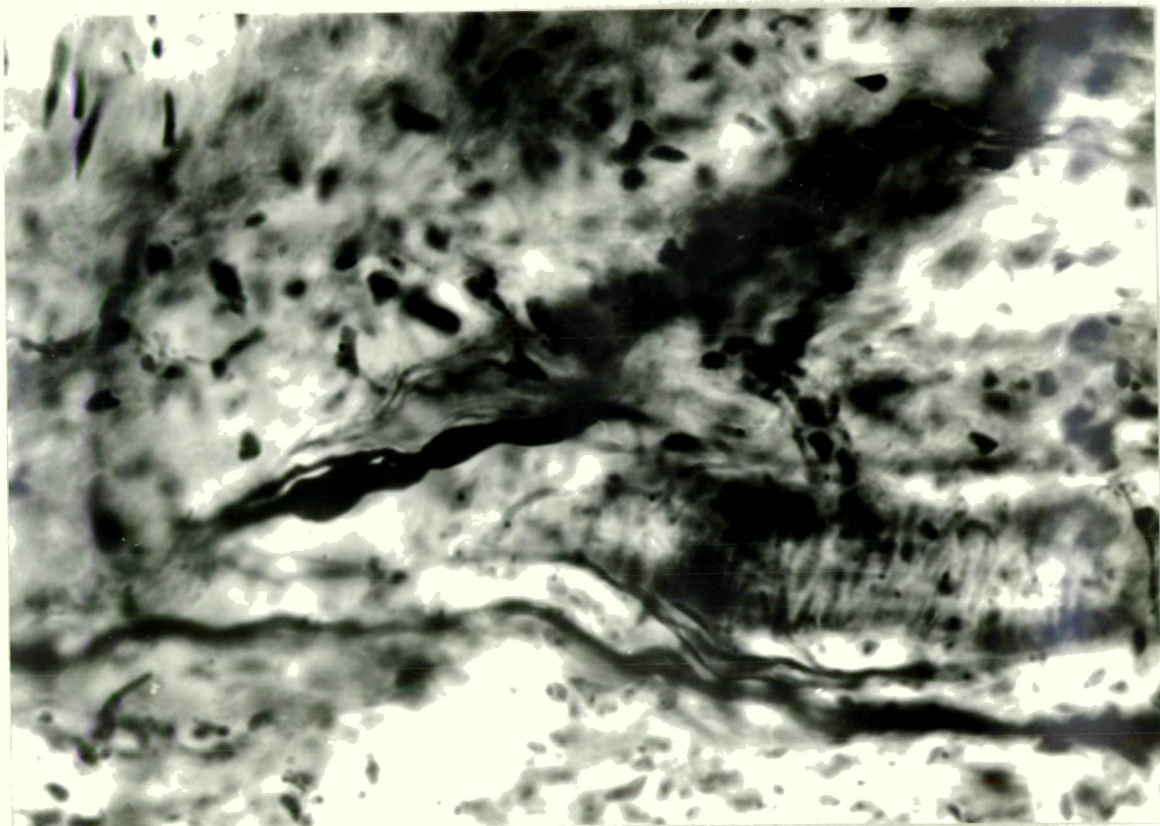
Az intramuscularis fonadék rostjai fő tömegükben az intermuscularis hálózathoz, kis részben a submucosusból származnak. A plexus rostjai három félek. Az első rostnyaláb feleség az erek mentén lép be az izomzatba. Úgy látszik, hogy ezeknek nincs kapcsolatuk az izomsejtekkel, hanem tovább haladnak a submucosa és a mucosa felé. A rostok második csoportja párhuzamosan halad a hosszanti izomréteggel. Ezek



32.kép. Ponty gyomor: intermuscularis idegfondék.

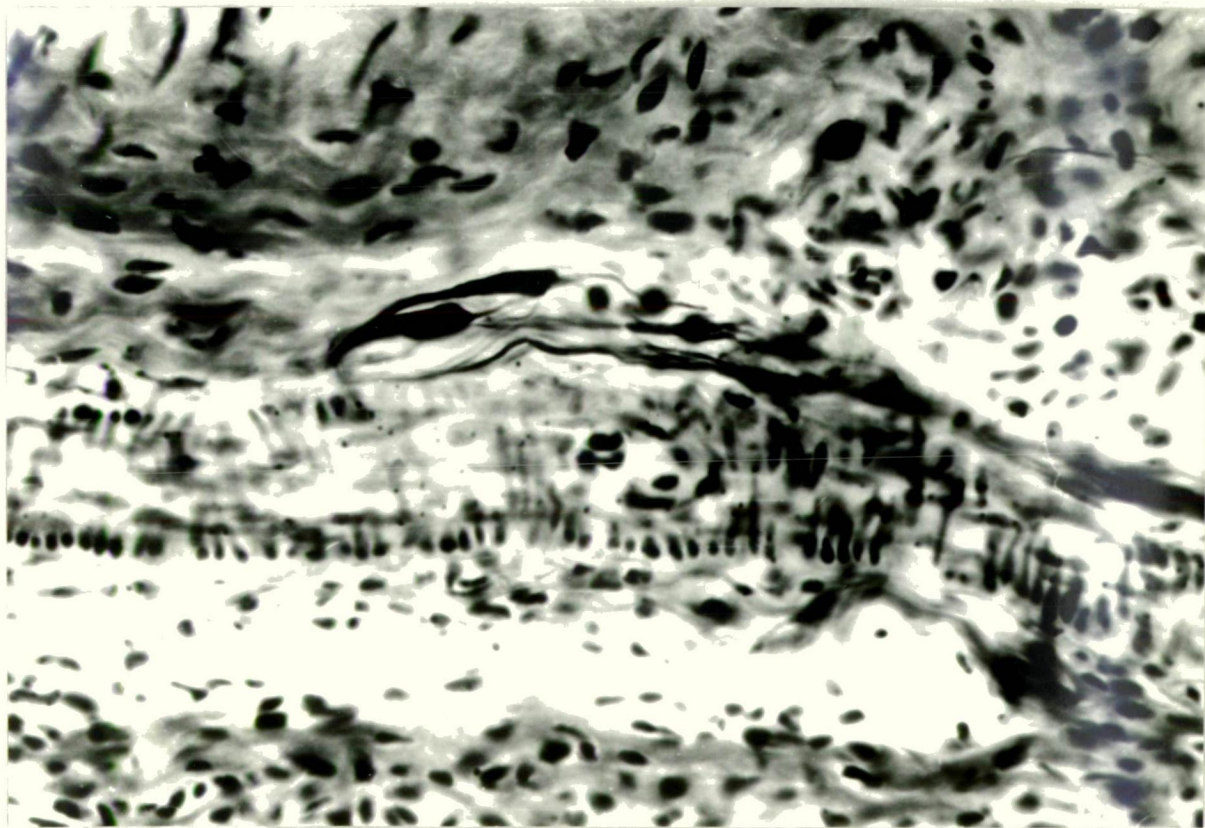
vastagok, hullámos lefutásuak, egyes helyeken oldalágakat adnak le és végkészüléket alkotnak a simaizomsejteken. Maga a rost központi eredetű, a végkészüléket a simaizom presso-receptorának tekintik. Bende /1964/ Valószínűleg a bélcsatorna tónusának kialakításában van szerepük. A körkörös izomzat intramuscularis rostjainak harmadik csoportja az intermuscularis fonadékokban és az interstitiumban lévő neuronok nyulványaiból származik. A rostok lefutása követi a körkörös izomzat haladási irányát és egészükben teljesen körül fogják azt. Egyes rostok kilépnek az interstitiumból a több izomnyalábba átvélve belépnek egy másik interstitiumba. Így az egész circularis izomzatot gazdag rosthálózat szövi át. A rostoknak ezt a csoportját a simaizom mozgató rostjainak tartják. Bende /1964/

A plexus submucosusba érkező rostkötegek a véredények kíséretében merőlegesen haladnak át a körkörös izomrétegen. Néhány rost azonban a véredényekkel szoros kontaktusba kerül. A submucosában a beérkező idegrostok derékszögben elhajlanak és közvetlenül a l. muscularis mucosae fölött a bélcsatorna lumenével párhuzamosan elterülő fonadékokat képeznek. A fonadékok első és másodrendű idegrost nyalábok alkotják. Az elsőrendű nyalábok vastagabbak, több rostot tartalmaznak és szabálytalanul elszórt unipolaris idegsejteket is találunk bennük. A plexus submucosus neuronjai nem alkotnak ducokat. A másodrendű rostnyalábok vékonyak, csak néhány idegrostot tartalmaznak. A másodlagos rostkötegek egy részéből nagányos, vagy páros idegrostok lépnek ki, amelyek az egész submucosát behálózják. A rostok másik része a vékonyabb erekkel benyomul a mucosába és közvetlenül a bélhám alatt végződik végbunkó alkotása nélkül.



33.kép. Ponty gyomor: Submucosa.Chemoreceptor bunkó
egy véredényen áthajolva.

Fontos neurohystologiai kérdés a submucosa afferens rostjainak és receptorainak vizsgálata a bélcsatorna működését szabályozó reflexek szempontjából. A ponty bélcsatornájában különböző típusu és rendeltetésű receptor készülékeket, "végbunkókat" találunk. Vannak körte alakúak, mások a végükön kihegyesedő, hullámos csőrre emlékeztetnek, némelyeknél a csőr hegye visszahajlik. Csak ritkán nyulik ki belőlük terminális rost, még ritkább az ultraterminális végbunkó. Ikerbunkók is megfigyelhetők két egymás mellett haladó vastag rost végén. A végbunkók szinte kivétel nélkül a véredények közelében találhatók. Legnagyobb részük a véredények oldalához simul, de a véredények elágazási helyein sokszor át is ülelik azokat. A vastag rostok terminális bunkói chemoreceptorok. Bende /1964/



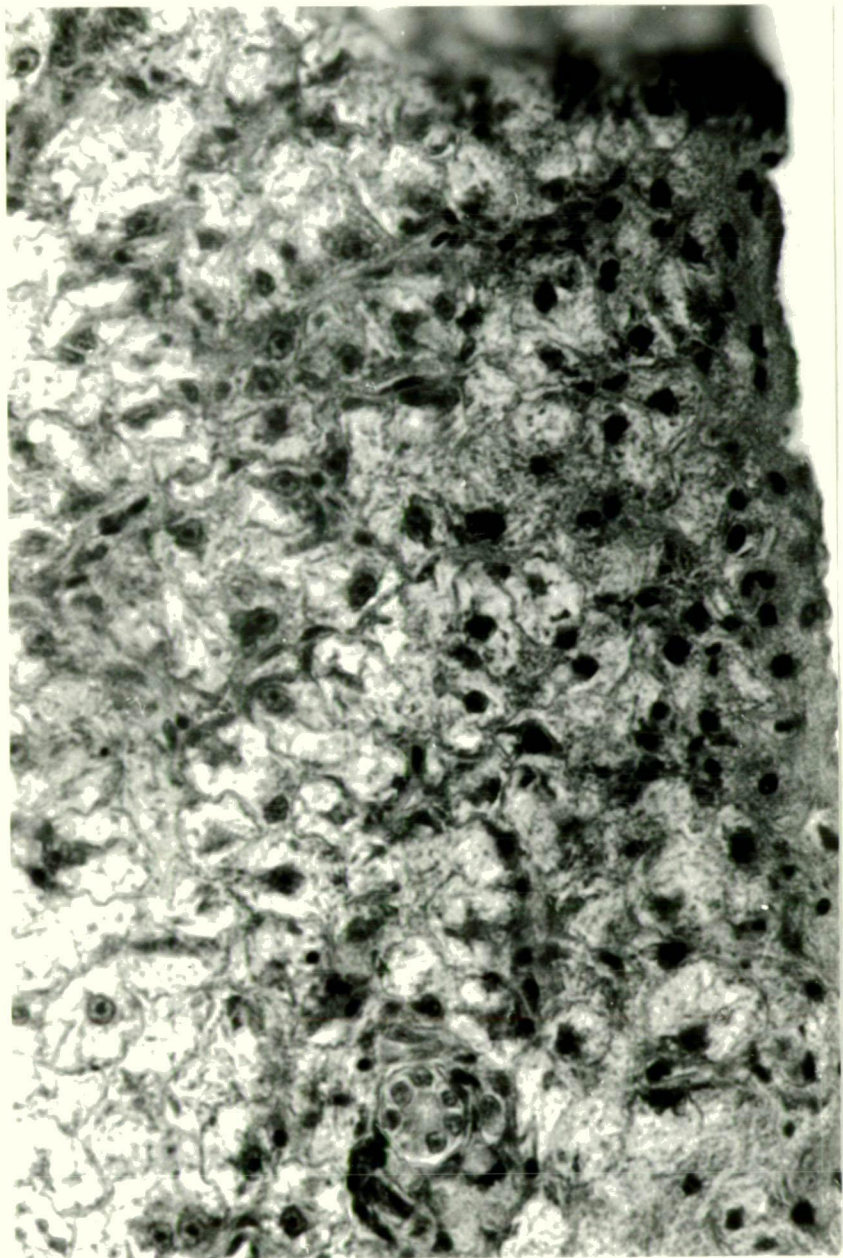
34.kép. Ponty gyomor: Submucosa. Ikerbunkó a véredény fölött.

V. A MÁJ ÉS A HASNYÁLMIRIGY HISTOLOGIAI VIZSGÁLATA

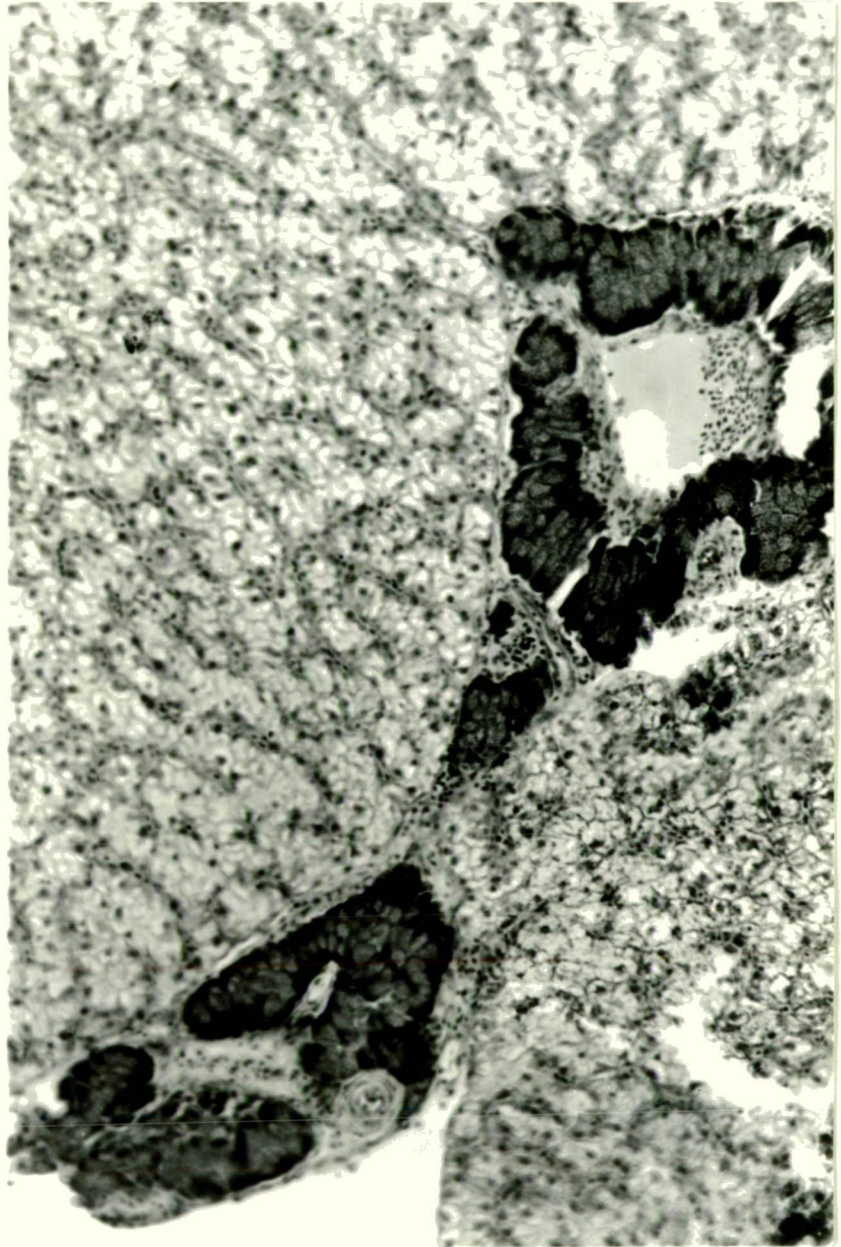
A halak májával kapcsolatos kutatások súlypontjék részben a hepatocyták cytologiai és cytokémiai vizsgálatai képezik, de a májról közölt fénymikroszkópos adatok is sok tekintetben ellentmondásosak. Ma is felvethetők olyan kérdések, hogy van-e a halak májának Glisson-féle tokja, a máj parenchymája kötőszövetben gazdag, vagy szegényes, de legfőbb probléma az, hogy a parenchyma milyen felépítésű. A különböző Teleusteusok májának szerkezetével kapcsolatos kutatások viszonylag széles körben folynak /David /1961/, Ito /1962/, /1968/, Byczkowaska-Smyk /1968/, 1970, 1971, 1973; Langer 1978, 1979; Rutschke és Brozio 1974; Weis 1972./. A kutatások eredményeként bebizonyosodott, hogy a halak májának szerkezete alapvető különbségeket mutat az emlősök májától, de a Teleusteusok egyes rendszertani csoportjai között is jelentős különbségek mutatkoznak.

A ponty mája nagy térfogatú, több lebenyből álló szerv, amely a középbél kanyarulatai között helyezkedik el. Váladéka az epe - a szív mögött a máj lebenyei között található - epehólyagban gyűlik össze. Vezetéke a ductus choledochus a középbélbe ömlik. A diffúz pancreas világosabb lebenykéi főleg az erek mentén a máj állományában is nagy mennyiségben található. A ductus pancreaticus a d. choledochus mögött nyílik a középbélbe.

A ponty máját valódi Glisson-féle tok nem veszi körül. A máj széli részeit egészen vékony kötőszöveti réteg és a perythoneum etittel fedi be. A kötőszöveti rések kommunikálnak a perifériáson elhelyezkedő sinusoidokkal /véredény ca-



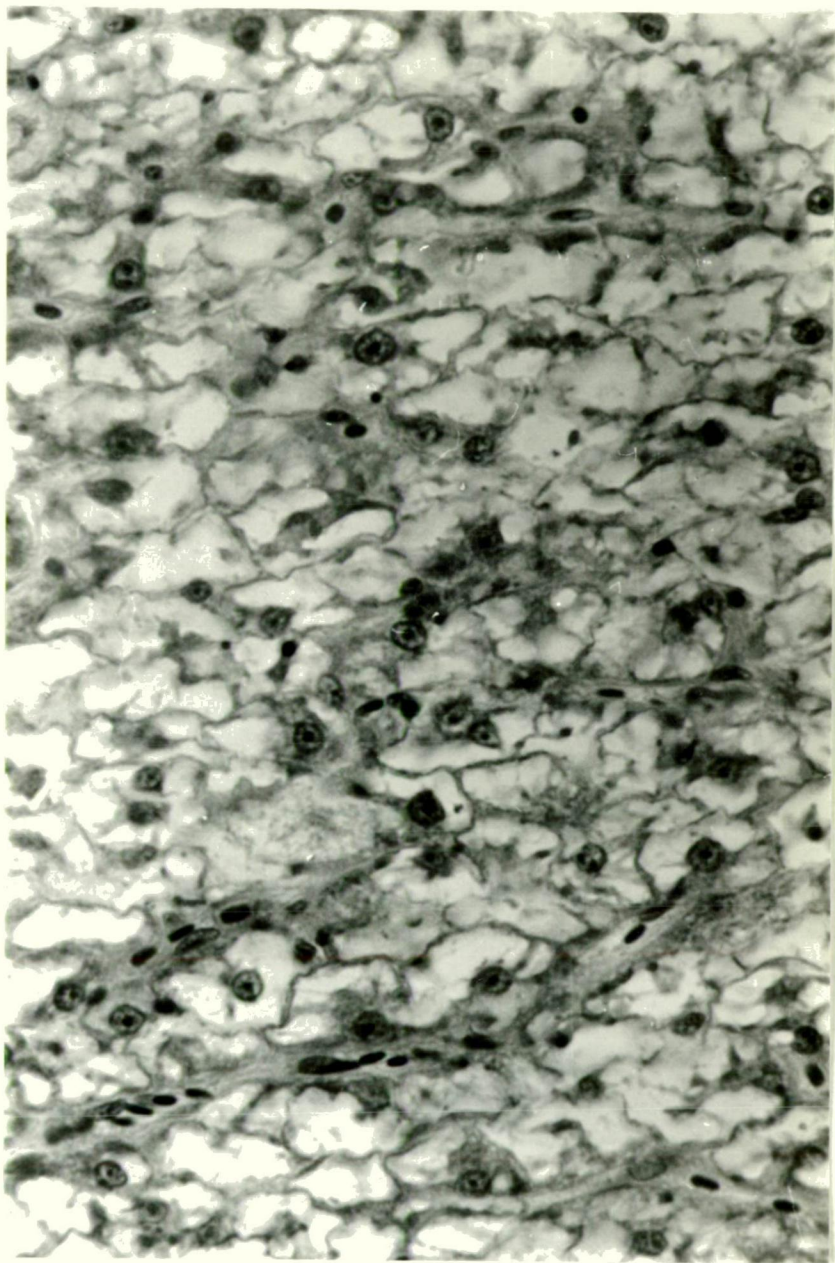
35.kép. Ponty máj széli része. A glikogén granulák jól láthatók a széli-zónasejtekben.



36.kép. Ponty máj:májparenchyma, benne pancreas szigetek. A szigetek közepén májkapuér ág metszete látható.

pillaris/.A coelothel sejtek és a határoló májsejtek membrán vesiculációt mutatnak,ami jelzi intenzív anyagcsere kapcsolatukat környezetükkel.

A ponty májának parenchima sejtjei már fénymikroszkópos metaszetek alapján jól elkülöníthető vékonyabb széli zónát és tetemesebb kiterjedésű belső zónát alkotnak.A két zóna nem határolódik el élesen egymástól.A széli zóna sejtjei kevésbé vacualizáltak,sok glikogén granulomot tartalmaznak.A belső zóna sejtjeiben nagy zsírszárványok találhatóak/Lásd 35.,37. kép/. Ilyen tagelődést ír le Welsch és Storch /1972/, Hightower és Haar /1975/ bizonyos Amphibia csoportoknál is. ELMI felvételek igazolják,hogy a széli zónasejtekben aktív glikogén szintézis folyik.Ezekben a sejtekben fejlett mind a szemcsés-,mind a sima-ER.A belső zónasejtekben,amelyek főleg zsírszintézisre és tárolásra szolgálnak,a szemcsés ER csak kis területre korlátozódik,viszont nagyobb kiterjedésű a sima-ER. Az ER jellemző szerkezetét főleg a hepatocytta basalis régiójában a Disse-tér felé találjuk meg.Apicalisabb irányban az ER párhuzamosan futó lemezrendszere erősen fellazul,egyes helyeken a membránok vesiculum szerűen eltávolodnak egymástól. Meglepő struktúrák jönnek létre,amelyek azt mutatják,hogy 4-5 lemezrendszer torkollik be egy nagy vesiculumba,/Lásd 39.kép/ amelyben időnként a lipid is felismerhető.A vesiculumok szomszédságában egymást érik a zsírszárványok.Az ER változó mérete és szerkezeti felépítése a májsejtek mindenkori aktív állapotával,vagy kevésbé aktív sejtfolyamataival hozható kapcsolatba.Az általában vizsgált tógasdasági pontyok májában az ER erőse fellazulása egyrészt a sejtek zsírképzésével,másképp bizonyos fokú hipoxiával magyarázható.A májsejtekben közepes méretű krisztás mitochondriumok vannak.Gyakran megfigyelhető



37.kép. Póty máj: parenchima, belső zónasejtek.
A sinusoidokban vörösvérsejtek láthatók.



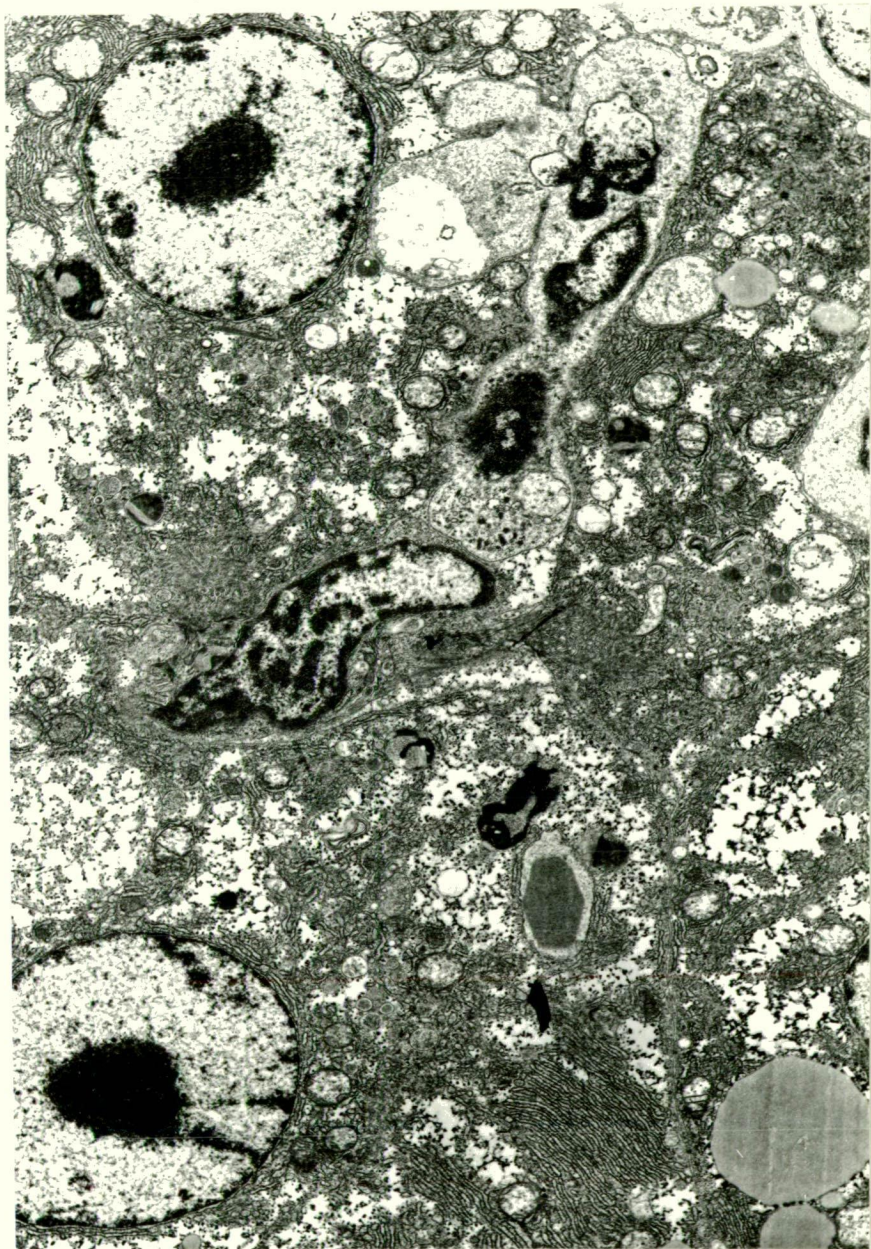
38.kép. Ponny máj:sinusoidális terület.Megfigyelhető az endothel membrán vesiculációja,a Disse térben collagen rostnyaláb.A hepatocytá basális régiójában fejlődött a lamellás szerkezetű szemcsés-ER. / 15 000 x /



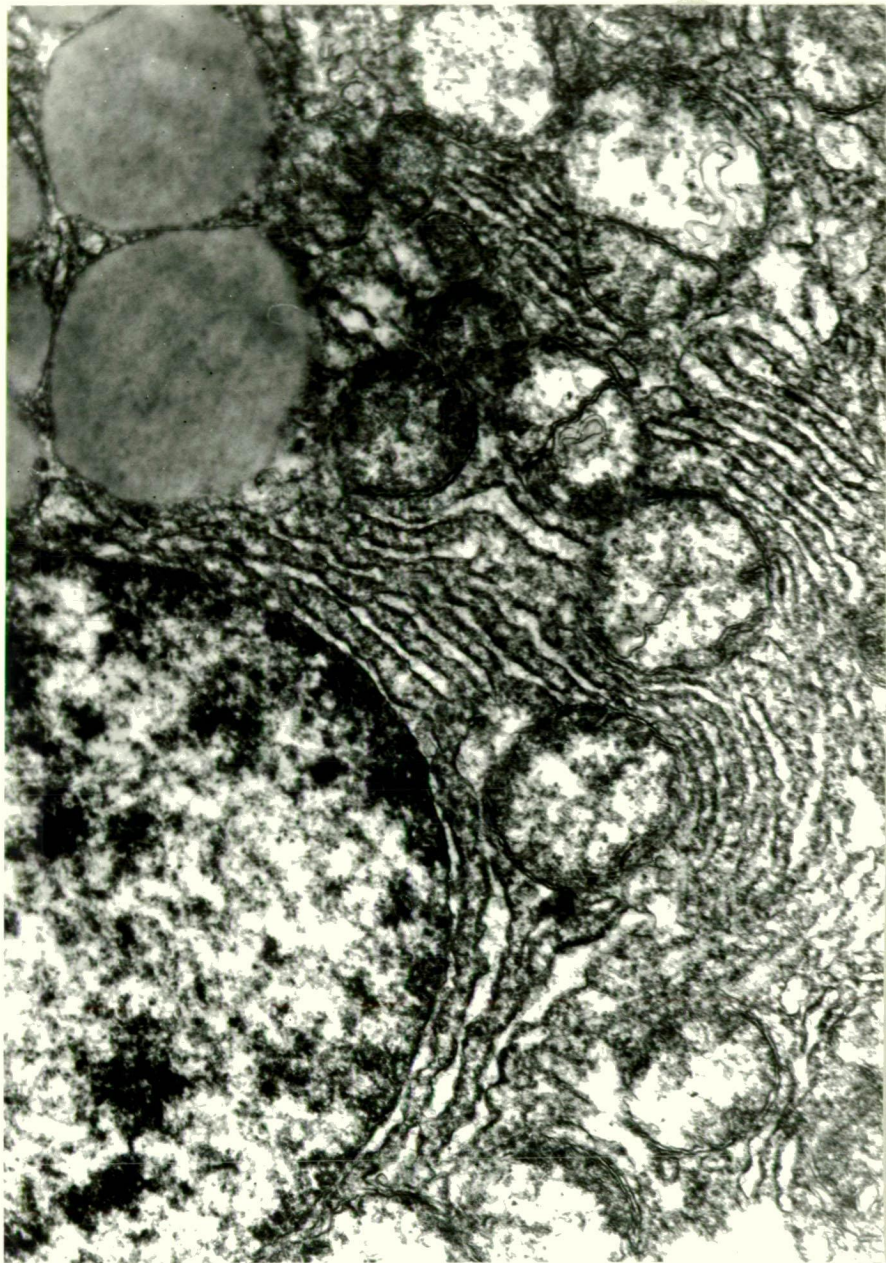
39.kép. Ponty máj: Belső zónasejtek. Az ER fellazulása és nagymértékű vacualizálódása látható./ 12 000 x /

a mitochondriumok dezorganizációja, szétesése. Ez ismét arra enged következtetni, hogy a tógazdaságban nagy tömegben tenyésztett halak számára nem elegendő a víz oxigén tartalma. A májsejtekben Golgi-apparátust ritkán lehet találni, főleg olyan sejtekben jellemző jelenlétük, amelyekben gyengén fejlődött az ER Rutschke /1974/. A májsejtek magja fénymikroszkópos metszeteken egyszerű festési eljárásokkal is feltűnethető. Általában a sejtek központjától kissé eltolódva helyezkednek el, bennük a magvacska is elektíven festődik. ELMI képeken jól látható a mag kettős membránja, pórusai és a belőlük nyíló ER ciszternák, amelyek a mag körül még párhuzamos lamellás felépítésűek. Közepes mennyiségű chromatin állománya a maghártya alatt csoportosul, néhol kerékküllő szerűen nyúlik be a közép felé. /Lásd 40-41. kép/

Már Eberth /1867/ megállapította, hogy a halak mája általában kötőszövet-szegény. Langer /1979/ által vizsgált 9 halfaj mája a Tetraodon leiurus kivételével kimondottan kötőszövet szegény. Kötőszövet lényegében a nagyobb véredények és epejáratok területén található. A sinusoidok területe mentes kötőszöveti elemektől. Vizsgálataim azt mutatják, hogy a ponty mája kötőszövettel közepesen ellátott szerv. A sinusoidok mentén mindig kimutathatók kötőszöveti rostnyalábok és ugyanez tapasztalható a ductulusok mentén is. Schmidt /1956/ is leír a Cyprinus carpiónál egy vékony kötőszöveti réteget subperitonealisán, ami szeptum-szerűen benyomul a parenchymába, a máj lebenyezettsége azonban nem ismerhető fel. Interlobularis kötőszövet-, vagy a véredények és epejáratok elrendeződésében nem figyelhető meg a "Glisson-trias". Ezt igazolják a hisztokémiai vizsgálatok is /Spanhof /1967/ Succinát-dehidrogenáz/. A kezelt keresztmetszeteken látható ugyan egyes helyeken egy



40.kép. Pony máj: Széli zónasejtek. A hepatocytákban fejlett a szemcsés ER, a gazdag glikogén mezőkből a glikogén kioldódott és csak fehérén maradt helyük látszik a képen. A májsejtek közé nyomulva egy epahámsejt részlete látható. / 1 500 x /



41.kép.Hepatocyta részlete. A sejtmag chromatin állománya közepes, perinuclearisan fejlett a lemezes szerkezetű ER, degradálódott mitochondriumok és néhány lipid zárvány látható./ 21 000 x /

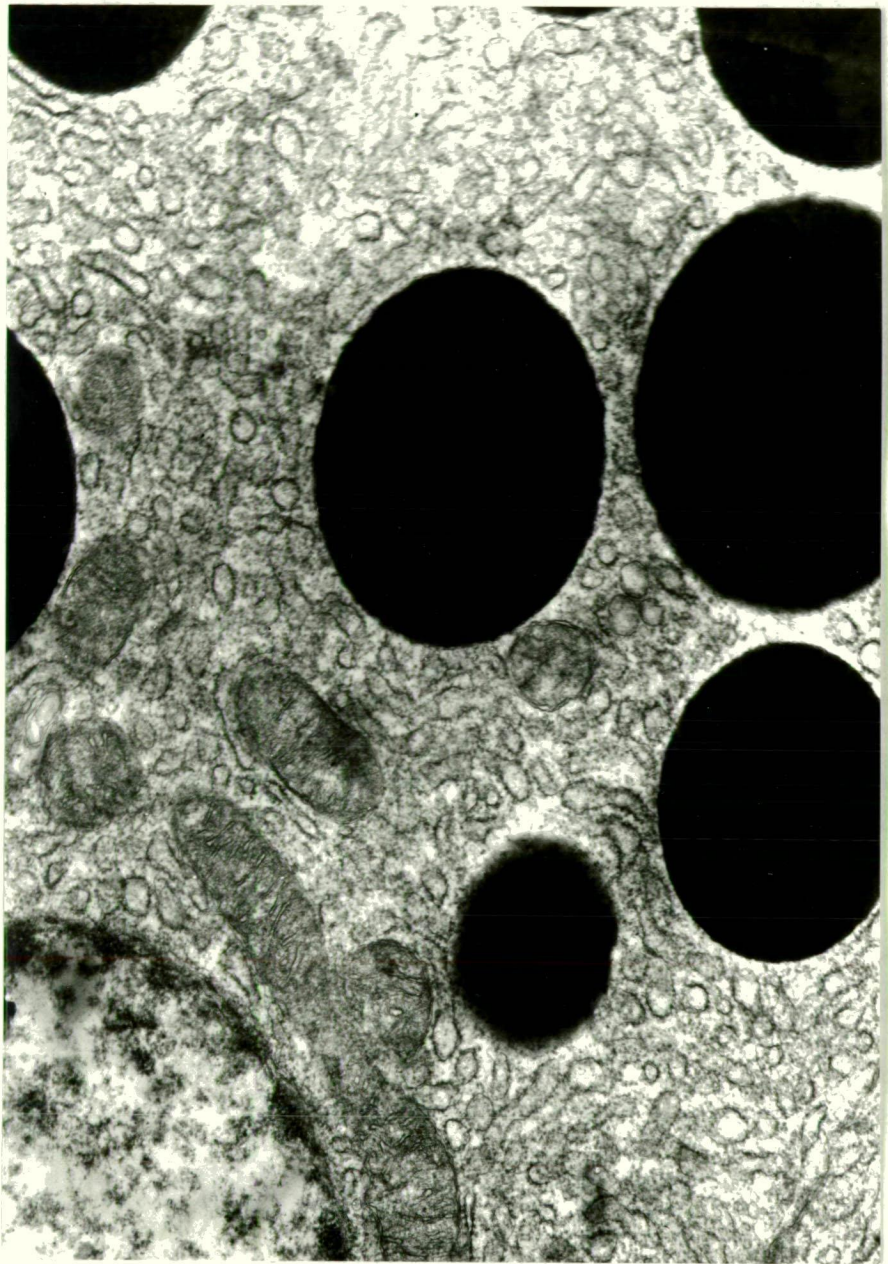
központi véredény, de ez nem azonos a klasszikus értelemben vett májlebenyke vena centralisával, vagy egy vena portae ágának, vagy egy v. hepatica ágának felel meg. *

A ponty májának funkcionális véredényei a sinusoidok a májkapu érből származnak. A májkapuér törzsek falára jellemző a vastag kötőszöveti réteg, amelyben a membrana elastica interna is felismerhető. A májkapuér ágak mindjárt a májba lépésük után elvékonyodnak és csak endothellel vannak határolva, bizonyos mennyiségű kollagén rostnyalábokkal körülvéve. A májkapuér ágakkal vékony arteria hepatica ágak is lépnek a májba, azonban metszeteik a parenchimában kevés esetben látszanak. A nagyobb májvénák jól elkülöníthetők a vena portae ágaktól. Lumenük tágabb, faluk vastagabb. A májvéna capillarisek ürege szűkebb és kevesebb benne a vörös-vérsejt, mint a sinusoidokban.

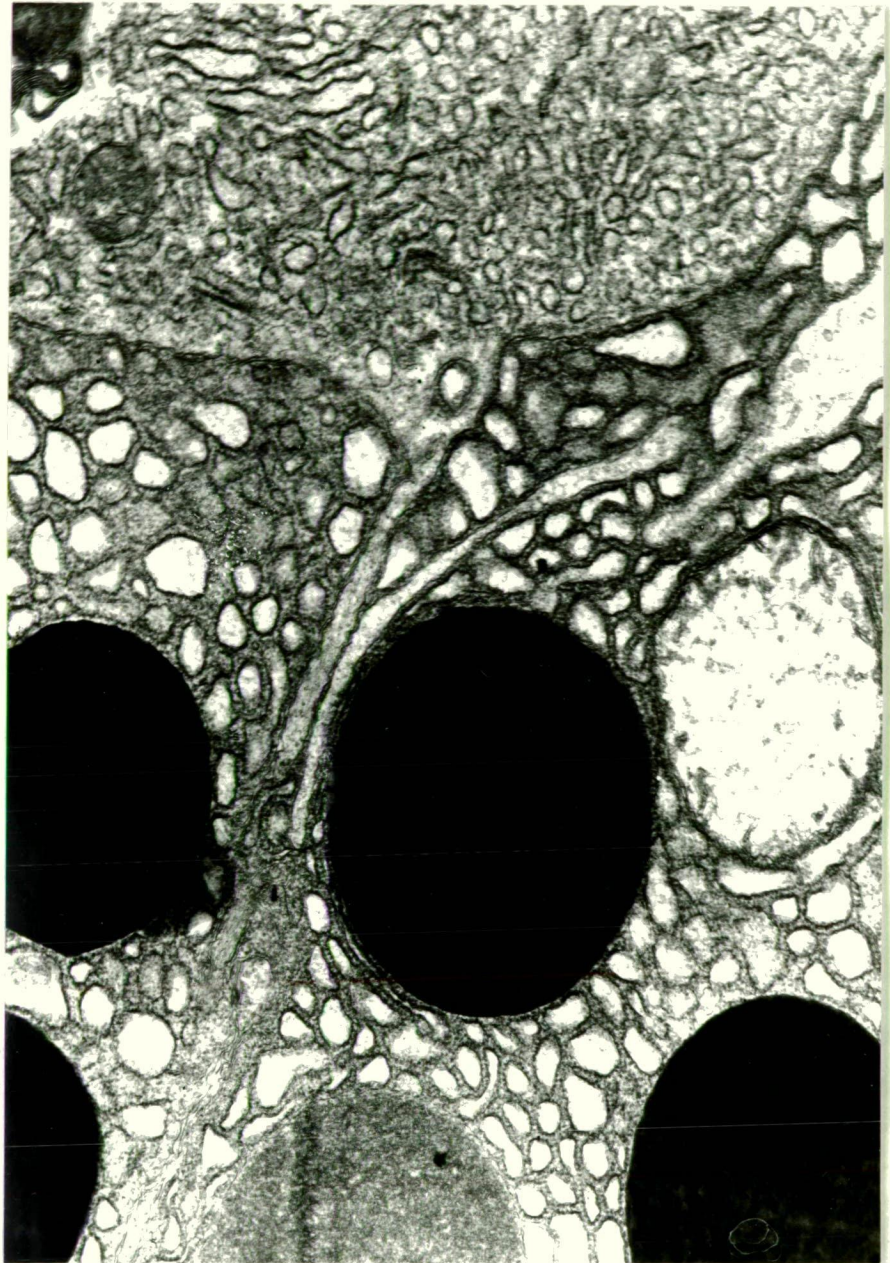
A vena portae ágakat a pancreas exocrin végkamrái kísérik. Az ereket körülfogó pancreas hüvely- ugyanugy, mint a máj peritoneum epithellel van borítva, következésképpen nincs közvetlen kontaktus a pancreas szövet és a hepatociták között. A pontynál a pancreas lebenykéi mélyen benyomulnak a májparenchymába, így elszórtan sok helyen látható pancreas szigetek. /Lásd 42.kép/ A pancreas sejtek tüsző szerűen sorakoznak fel a véredény körül. Egyszerű haem.-eosinos festéssel is jól látszanak bennük a nagy zymogén granulák. A pancreas sejtek basalis régiójában fejlett szemcsés ER található. A hálózat egyes helyeken lamellás felépítésű, de a tubularis szerkezet is jellemző. /Lásd 43-45.kép/ Felvételeimen látható olyan sejt is, amelyben az ER dilatálódott, ez valószínűleg funkcionális különbségre utal. Az ER között számos nagyméretű,



42.kép. Ponty máj. Pancreas sziget: Sejtjeiben zymogén granulákkal és arteria hepatica ág keresztmetszete látható.



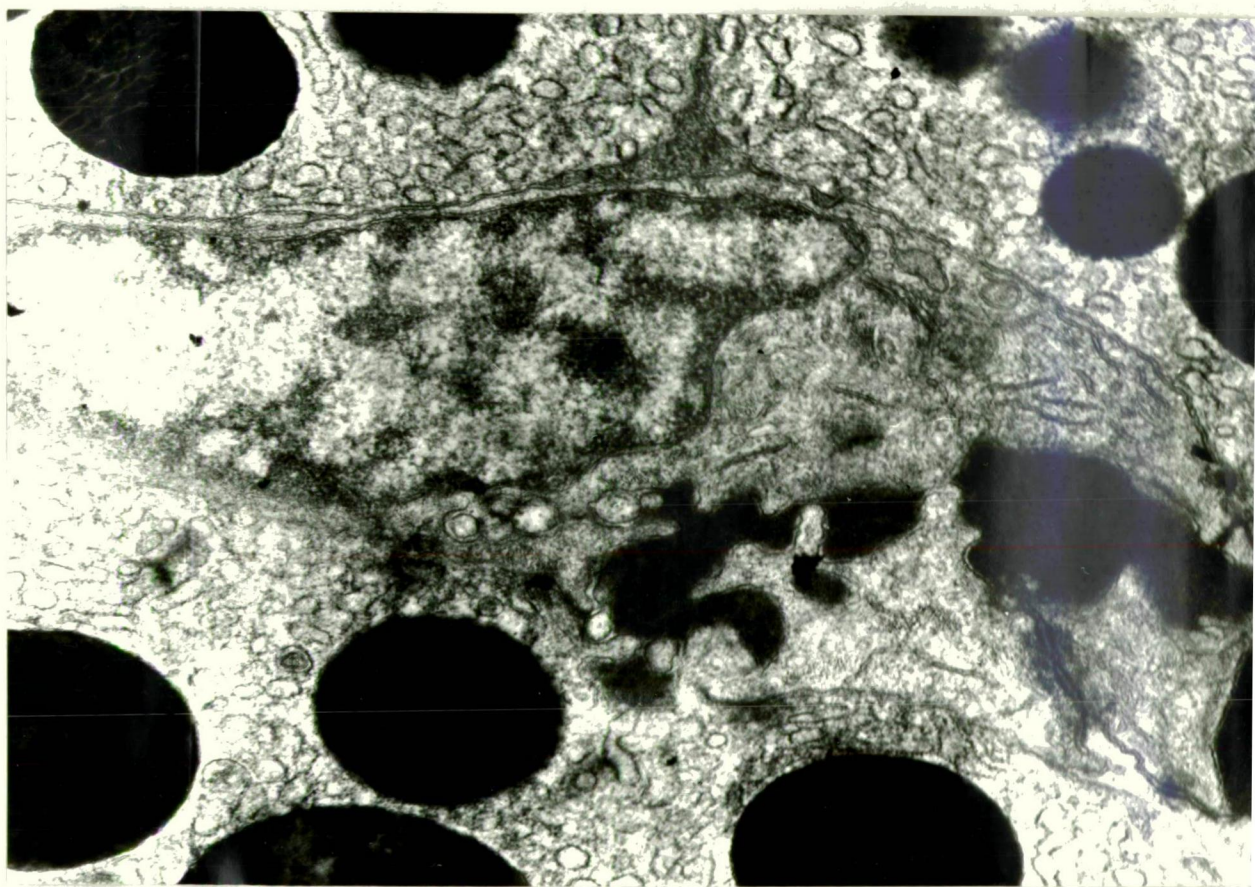
43.kép. Ponty: Pancreas sejt részlete. A sejtmag körül mitochondriumok találhatók, a plazmában gazdag tubuláris szerkezetű szemcsés-ER és hatalmas zymogén granulák figyelhetők meg. / 15 000 \times /



44.kép. Ponty: Három pancreas sejt részlete. Két sejtben az ER dilatációja látható, a zymogén szemcsék mellett egy duzzadt, degradálódott mitochondrium van.

/ 15 000 x /

megnyult krisztás mitochondrium található. A 45. képen egy végkamra lumene látszik centroaciner sejttel. A pancreas sejt apicalis pólusán jól megfigyelhetők az óriás méretű zymogén granulumok és azok kiürülése is. A lumeni felszín alatt a sejtek között kontakt zóna található. A ponty hasnyálmirigy sejtjeiben a zymogén granulák rendkívül nagyok, 6-8 szor nagyobbak, mint pl. a kutyanál. Maguk a végkamrák és az elválasztó sejtek is nagyobbak.



45.kép. Ponty pancreas: Egy végkamra lumeni részlete látható centroaciner sejttel. / 10 000 x /

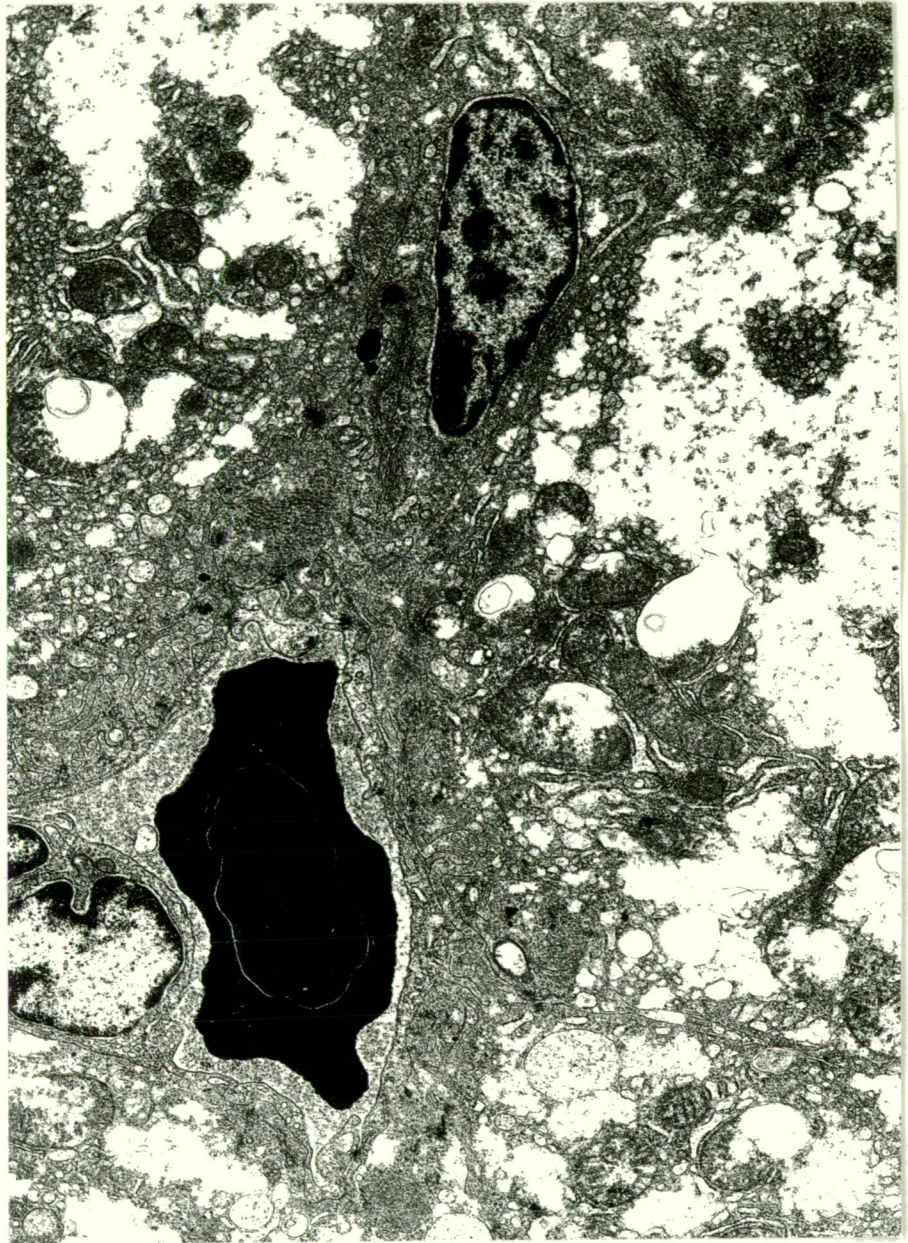
Amint bevezetőmben is említettem a halak májával kapcsolatos kutatások egyik legfőbb problémája, hogy milyen a májparenchyma felépítése. Két különböző májmodellt irtak le a sinusoidok, a hepatocyták és az epecapillárisok elhelyezkedése alapján:

1. A mikroszkópos anatómiai vizsgálatok megkezdése óta az a klasszikus álláspont alakult ki, hogy a halak mája tubularis felépítésű. Az epecapillárisok megfelelnek a tubulus lumenének, amelyet keresztmetszetben több, de legalább kettő hepatocytá határol. A csontoshalak májtubulusai elágaznak és egymással anasztomizálnak/Ugynevezett hálózatos-tubulosus mirigy/.

2. Az emlősöktől erősen eltérő parenchima struktúrája alapján Elias /1947/ és más szerzők revízió alá vették a tubularis májmodellt és arról írják, hogy a halak mája laminaris felépítésű. Elias és Bengelsdorf /1952/ és Elias /1955/ szerint a halak mája lyukakkal ellátott májsejtlemez /laminae hepatis/, "Muralium". A májsejtlemezt nyilvánosan két sejt vastagságú májsejtgerendák alkotják.

Ma az irodalomban megtalálható a májparenchymának mind a klasszikus leírása, mind az Elias és Bengelsdorf által bevezetett terminológia. Vannak olyan szerzők is, akik a fajkülönbség, vagy a máj különböző fejlettsége alapján mindkét fogalom rendszert használják.

A pontymáj vizsgálata során azt vettem kiindulási pontként, hogy milyen viszony van a sinusoidok, a hepatocyták és az epecapillárisok között. Keresztmetszetben 3-4 májsejt határol egy epecapillárist. Minden tubulus körül 3-4 sinusoid csoportosul, amelyek mindig két szomszédos tubulus között vannak. Ez a kép egyezik Amlacher /1954/ és Harder /1964/ máj-



46.kép. Pony máj: Sinusoid vörösvérsejttel. Az endothel
sejt a Disse-térbe finom nyulványokat bocsájt. A sinuso-
idokat kísérő kötőszövet két sejtjének magja rajzolódik

ki. / 12 000 x /

modelljével, amelyet a *Cyprinus carpio* májára vonatkozóan közöltek. Hystologiailag és cytologiailag úgy lehet a tubulust, mint mirigycsatornát igazolni, hogy a hepatocytákat polarisán differenciált sejteknek fogjuk fel, Hering /1967/. A sinusoid felé néz a sejt basalis pólusa, az epcapillaris felé az apicalis secretios pólus.

A ponty májának sinusai dusan behálózják a parenchymát. A sinusoidokat végig kötőszövet kíséri, lumenüket endothel béleli ki. Az endothel sejtek rendkívül laposak, plazmájuk egészen elvékonyodik és a capillariseket hézag nélkül fedik. Hiányoznak a szomszédos endothel sejtek között az átfedések, amelyek az emlősnél ismeretesebbek, David /1967/. Hosszan lapított magvuk jól megfigyelhető EMI metszeteken. Plazmájukban sok vesiculum van. A szomszédos Disse-üregbe a plazma nyulványokat becsájt és exocytosis is gyakran megfigyelhető. Ez arra utal, hogy a sinusoid és a Disse-üreg között intenzív anyagcsere kapcsolat van. Méginkább aláhuzza ezt a tényt, hogy az endothelialis bélésen számos pórus található. A sinusoidális területekhez különleges funkciójú sejtek kapcsolódnak. Az emlősökre jellemző Kupffer-féle csillagsejteket halak májában nem találjuk meg, Walraff /1969/. A különböző gerincesek májában Ito-sejteket is leírtak, Ito /1954/. Ezek speciális, nyulványokkal rendelkező sejtek, fago-és pynocytosist mutatnak, valamint bennük zsír halmozódik fel. Vannak olyan kutatók, akik az Ito-sejteket olyan módosult Kupffer-sejteknek tartják, amelyekben zsír raktározódik, Schmidt /1956/. Byczkowska-Smyk /1973/, valamint Hinton és Pool /1976/ a halak májában is felfedezték az Ito-sejteket, metszeteimen eddig még nem kerültek elő. A sinusoid és a hepatocyták között ta-

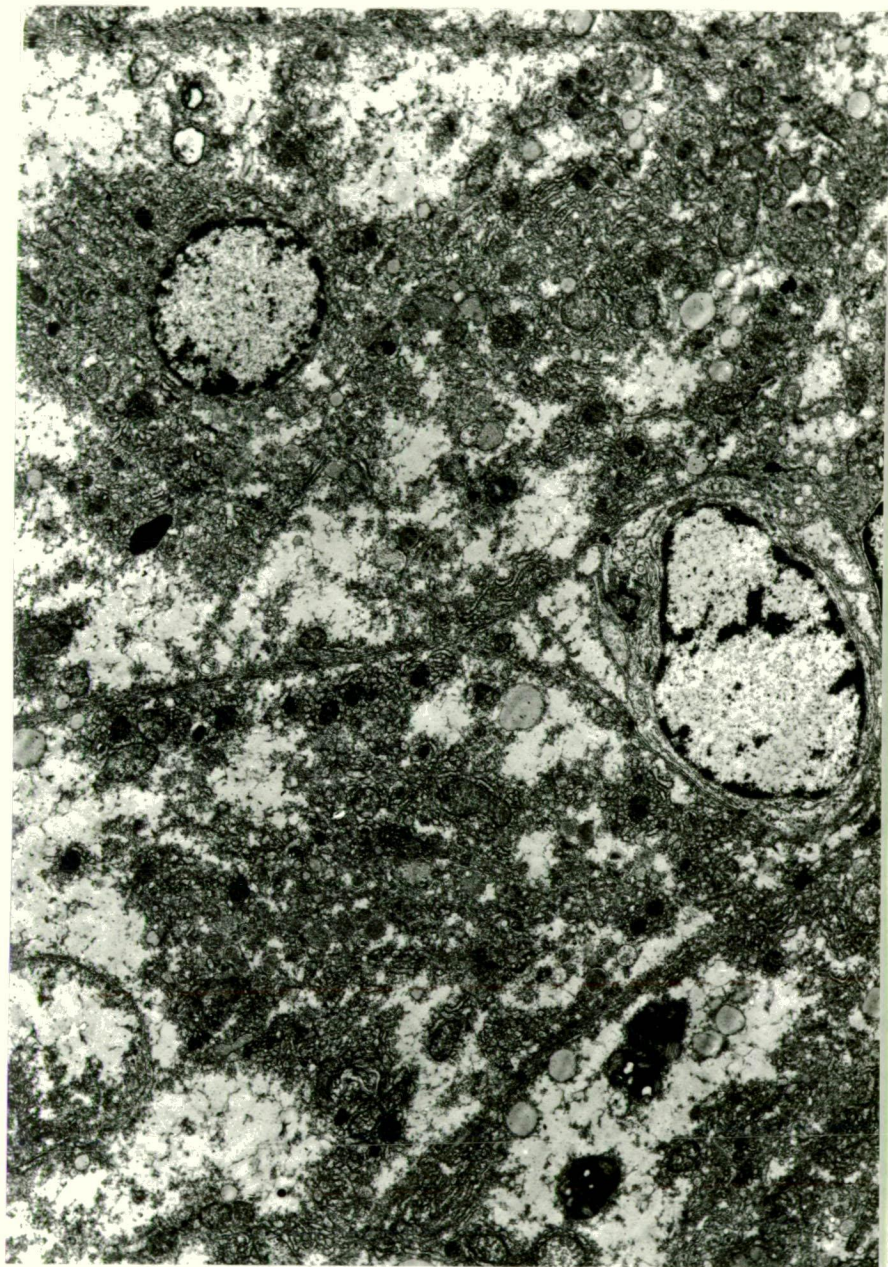


47.kép. Pony máj: Sinusoid egy vörösvérsejttel. A
Disse-térben collagen nyalábok találhatók.

/ 15 000 x /

lálható Disse-üreg kiterjedése és minősége erősen változó. Ugyanazon állat májában és lényeges különbségek mutathoznak. A Disse-tér helyenként jelentősen megnőhet és nagymennyiségű collagen rostnyalábokat tartalmazhat, időnként vér eredetű sejtek is megfigyelhetők benne /Lásd 48.kép/. Jellemző, hogy a hepatocyták különböző formájú és nagy számú microvillust küldenek a Disse-térbe a máj fiziológiai állapotától függően. Jellemző a májsejtek alapi részén az endocytosis is. A fentiekből kitűnik, hogy intenzív anyagforgalom zajlik a sinusoid lumenétől az endothelen és a Disse-téren keresztül a hepatocyták alapi részébe.

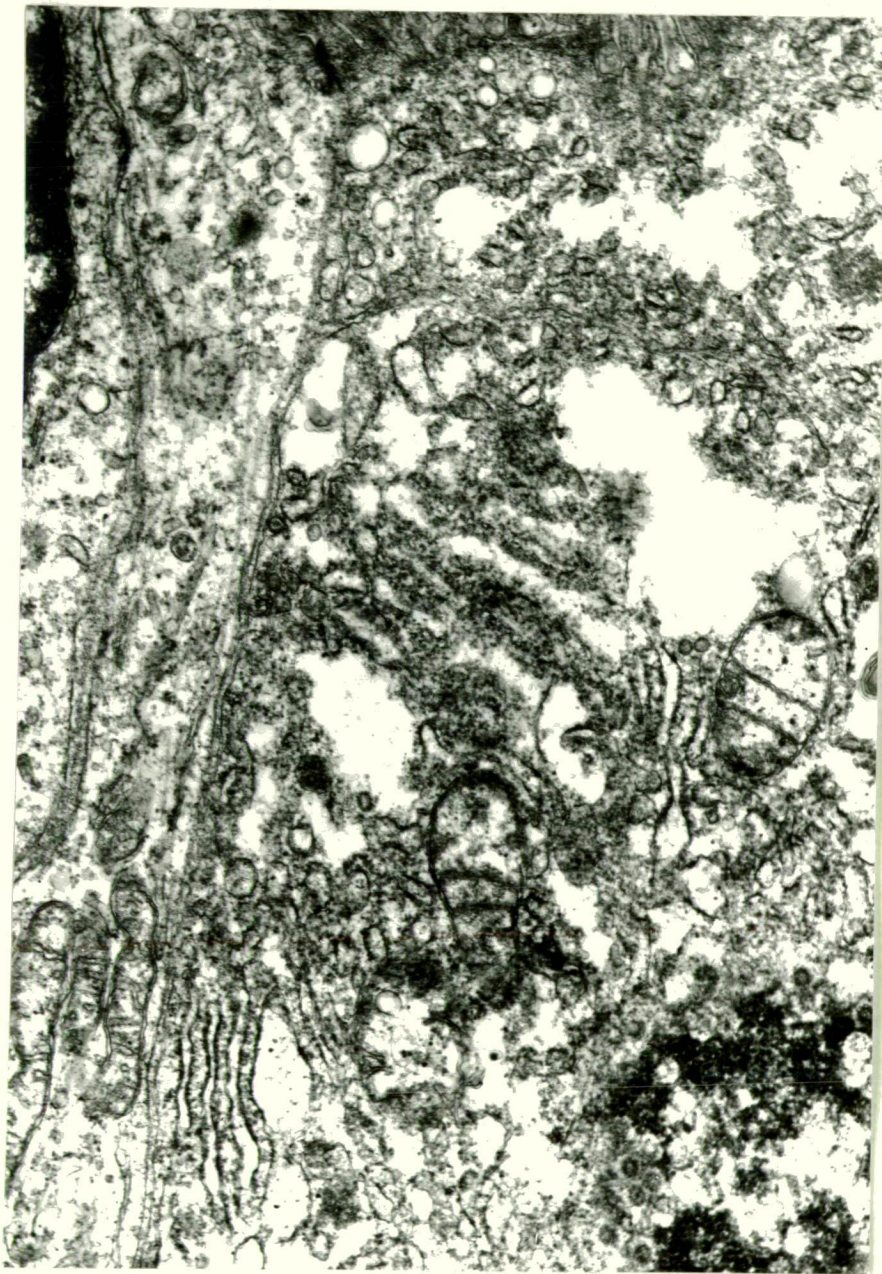
Az intrahepaticus epevezeték-rendszer keletkezése és lefutása a halak májával kapcsolatos kutatások máig vitatott területe. Az epevezető rendszer finomabb felépítésének vizsgálata a Teleosteusok májában főleg a canaliculusok területére vonatkozik. Az eddigi kutatások alapján megállapítható, hogy a különböző Teleosteus csoportoknál ill. fajoknál is eltérések mutathoznak. David /1967/ szerint az aranykárásznál az epecapillarisek intracellularisan futnak. Byczkowska-Smyk /1968/ a compó máj vizsgálata során arra a felfogásra jutott, hogy az intracellularis canaliculusok az intercellularis intercellulárisok diverticulumai. Ezen a véleményen van a pontymáj tekintetében E. Rutschke és F. Brozio /1974/. A canaliculusok mellett a további epejáratok struktúráját is vizsgálták Janamoto /1965/, Hinton és Pool /1976/. Az epevezeték rendszer felépítéséről és lefutásáról átfogó tanulmányt közölt M. Langer /1979/, aki kilenc halfaj - közöttük három Cyprinida - vizsgálatát végezte el. A Haplochromis burtoni-nél négy részét különbözteti meg az intrahepaticus epevezeték rendszernek:



48.kép. Ponty máj: Véreredetű kötőszöveti sejt a Disse-
térben mélyen a hepatociták közé nyomulva./ 15 000 x /

1. Canaliculusok: 2-4 májsejt által határolt egy mikron átmérőjű epecapillarisok, amelyek intercellularisan futnak, de diverticulumokat bocsájtanak a hepatocytá belsejébe. A májsejt a lumen felé el nem ágazó microvillusekat küld. A canaliculusoknak külön faluk nincs.
2. Canaliculus-ductulus átmeneti zóna: A lument tipikusan 2-3 hepatocytá és 1 epehámsejt határolja, de más arányok is előfordulnak. A sejtek lumeni felszínén a microvillusek itt is megtalálhatók.
3. Ductulus biliferus: A lument tipikus esetben kizárólag epehámsejtek határolják, általában 2-4. Lamina basalis és kötőszöveti hüvely az eddigi epejáratok felében hiányzik.
4. Ductus biliferus: Falát kizárólag epehámsejtek határolják, általában 4 vagy több. L. basalis és kötőszöveti hüvely jellemző. A kisebb II. rendű ductusokat köbös hámsejtek, a nagyobb I. rendű ductusokat hengeres epithel és erősebb kötőszöveti burok határolja. Minden epevezetékben a lumeni felszín alatt a sejteket kontakt zóna zárja le.

Ugyanezeket a viszonyokat találták a többi vizsgált faj esetében is a három Cyprinida kivételével. Utóbbiaknál a canaliculusok csak intracellulárisan futnak. A canaliculust egy májparenchyma sejt határolja, így tehát minden egyes májsejtnak kapcsolata van egy epehámsejttel. Ezeknél a fajoknál feltűnően nagy az epehámsejtek aránya a májban. Hogy a canaliculusok zöme ductulusba, vagy canaliculus-ductulus átmeneti zónába ömlik be, ez fajonként eltérő lehet. Utóbbi a *Carassius auratus*-ra jellemző. A májsejtek tubulushoz hasonló elrendeződést mutatnak a canaliculus-ductulus átmeneti zóna, ill. a ductulus körül, így ezek az epevezető rendszerek az inter-



49.kép. Pony máj: Hepatocyta és epehámsejt. A kép felső részén egy intracellularis canaliculus hosszmetzeti képe látható, ahol kapcsolhatóba kerül az epehámsejttel, ott desmosoma figyelhető meg. / 15 000 x /

cellularis canaliculusek helyén jönnek létre és ezekbe ömlenek a májsejtekből érkező intracellularis canaliculusek.

Vizsgálataim során arra a megállapításra jutottam, hogy a ponty májában is kizárólag intracellularis /unicellularis/ canaliculusek futnak. Ti. a canaliculusek határolásában csak hepatocyták vehetnek részt és nem tudtam felfedezni olyan intercellularis epejáratot, amely kettő, vagy több májsejt által lett volna határolva. Az intercellulárisan futó lumen falának alkotásában az májsejt mellett mindig részt vesz egy, vagy több epehámsejt is, tehát ezek canaliculus ductulus átmeneti zónák. Az epe a hepatocyta secretiós pólusán diffúzióval jut ki a sejtéből. A diffúziós felületet a canaliculus ill. a canaliculus-ductulus átmeneti zóna lumene felé a májsejt nagy mennyiségű hosszú microvillusai növeli. Membrán vesiculatio /exocytosis/ sohasem figyelhető meg. Az epecapillarisoknak saját faluk nincs, ellentétben Rutschke és Brozio /1974/ megállapításával, akik éppen a pontynál határoló membránról írtak. Az epejáratok falát alkotó sejteket a lumeni felszín alatt mindenütt kontakt zóna zárja le. A sinusoidok felé ez nem figyelhető meg. A ponty májparenthymájában is rendkívül nagy számban fordulnak elő az epehámsejtek. Jól megkülönböztethetők a hepatocitáktól, mert maguk karéjos, mitochondriumaik és Golgi-készülékeik kicsik, plazmájuk világosabb, valamint nagy számú filamentum található bennük. Maguk a sejtek elágaznak és hosszú nyulványaikkal a hepatocyták közé benyulnak /Lásd 50., 51. kép/ E sejtek ilyen nagyarányú előfordulását Langer /1979/ azzal magyarázza, hogy a Cyprinidák mája erős mechanikai igénybevételnek van kitéve és ezek a sejtek nagy mikrofilamentum tartalmuknál fogva képesek a májparenchyma /epejáratok/ kitámasztására.



50.kép. Ponny máj: A májsejtben intracellularis canaliculus keresztmetszete látható mikrobolyhokkal. A kép alsó részén egy epehámsejt által határolt ductulus található/Intracellularis ductulus/. / 15 000 x /



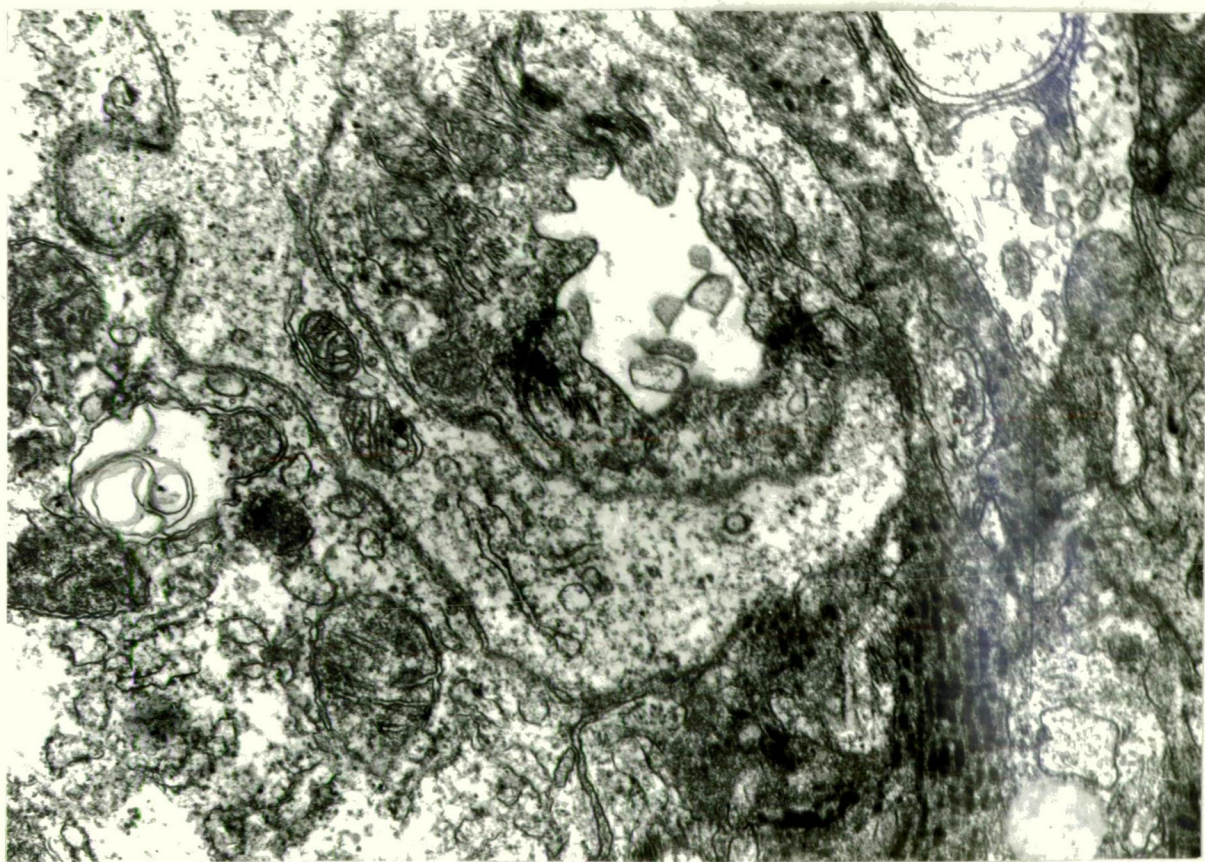
51.kép. Ponty máj: Epehámsejtek nyulványai a hepatocyták között. / 15 000 x /

Az intercellularis canaliculusok phylogenetikailag ősibbnek /Cyclostomatáknál is ez található/, az intracelluláris /Unicellularis/ leszármazottnak tekinthető és kizárólag a Cyprinidákra jellemző. Az eredetileg intercellularis canaliculusokba az epehámsejtek előre nyomultak és az így elveszett epetermelő felület pótlására képződtek az unicellularis canaliculusok. Az 52. képen canaliculus-ductulus átmeneti zóna korábban leírt tipikus képe látható. A lumen falát két hepatocytá és két epehámsejt alkotja.



52.kép. Ponty máj: Canaliculus-ductulus átmeneti zóna. A lumenben mikrobolyhok, a sejtek között a kontakt zóna jól megfigyelhető. / 15 000 x /

A ponty májában a ductulus biliferus falát 1-4 epehámsejt határolhatja. Az 50. képen látható egyetlen epehámsejttel körülvett ductulus. Ebben az esetben az epehámsejt plazmája elvékonyodik és összehajolva intracellularis ductulust hoz létre. Ahol a sejt összeér a kontaktzóna jól megfigyelhető. Az 53. képen három végsejt alkotja a ductulus falát. A Langer által vizsgált halak mája kötőszövetben szegény, tehát ő a ductulus területén kötőszöveti elemeket nem talált. A ponty mája kötőszövettel közepesen ellátott szerv, ezt igazolja, hogy a ductulus falában sok kötőszöveti elem, collagen rost viszonylag nagy mennyiségben található.



53.kép. Ponty máj: Ductulus biliferus keresztmetszete három epehámsejttel /végsejt/ határolva. Lumenében kevés, alacsony microvillus található. / 15 000 x /

ÖSSZEFOGLALÁS

Disszertációm bevezetésében két megoldandó célt tűztem ki: 1. Egységesebb kép kialakítása a ponty emésztőkészülékének fény- és elektronmikroszkópos szövettanáról.

2. Azoknak a további vizsgálatoknak a megalapozása, amelyek a megváltozott környezeti tényezők kedvező, vagy kedvezőtlen hatását kívánják kimutatni a ponty szervezetére. Mivel a máj a legérzékenyebben reagáló szervek közé tartozik, célszerűtlen ki a máj finomabb szerkezetének minnél alaposabb megismerését.

Legfontosabb eredményeimet az alábbiakban foglalom össze:

- Az ajkakon, de különösen a garat felső falában lévő izlelőbimbók chemoreceptorok, amelyek a táplálék anyagok szelektálásában vesznek részt. Az ingerület továbbításában fontos szerepe van az emlősök izlelőbimbóiban nem található basalis sejteknek.

- A garat felső falában a kehelysejtek sajátos mirigyszőkecskékben csoportosulnak és így szabályos komplex mirigyet hoznak létre, amelyeknek valamelyest még kivezető csövkük is differenciálódott.

- A gyomor mikrobolyhai karcsuak, magasak, jól látszanak a bolyhokban futó hosszanti filamentum nyálábok. A sejtek között az interdigitatio kivételével a junctiók valamennyi fajtája megtalálható.

- A középbél mikrobolyhai szélesebb alapról indulnak és nem olyan magasak, mint a gyomor hámsejtjei. A bélhámsejtek között a gyomornál leírt junctiók találhatók, de a köztes

területeken a sejtmembránok egymástól eltávolodva jelentős tárgulatokat hoznak létre. Jellegzetesek az interdigitális kapcsolatok. A felszívó hámsejtek szerkezete igen intenzív sejtműködésre utal. A felszívó sejtek mellett mikrobahely nélküli secretios sejtek is találhatóak.

- Az utóbél hámsejtjeinek felszínén kevés számú, széles alapú és rövid mikrobahelyek vannak. A hozzájuk futó filamentumok már nem csoportosulnak hosszanti nyalábokban. A hámsejtek membránjai szorosan egymáshoz fekszenek. Az utóbél hámjában szinte egymást érik a kehelysejtek.

- A kehelysejtek differenciálatlan bélhámsejtekből származnak, fejlődésük korai stádiumában az illető bélszakaszra jellemző formájú mikrobahelyeket viselik. ELMI felvételeim alapján jól követhető a mucinképződés folyamata. Szintézise a szemcsés ER-ben kezdődik /Ebben a szabad riboszómák is szerepet játszhatnak/, a Golgi-apparátusban folytatódik, minthogy erről membránnal körülvett váladék tartalmú vesiculumok fűződnek le. A váladék cseppek apicalis irányba tolódva egyre nagyobbakká duzzadnak és membránjuk felszakadozik.

- A ponty bélcsatornájában az intermuscularis és a submucosus idegfonadékon kívül intramuscularis fonadék is van a circularis izomzatban. Ennek a vastagabb restnyalábjaiból kiváló idegrostok végkészüléket alkotnak, amelyek a simaizom pressoreceptorának tarthatók. A plexus submucosus idegrostjai fő tömegükben extrinsic eredetűek. A véredények mentén érkeznek a submucosába. Egy részük a mucosába tart és a hám alatt végződik. A többi rest szétterül és főleg a véredények közelében különböző alakú terminális bunkókban végződik. A plexus submucosus végbunkóit chemoreceptoroknak le-

het tartani.

- A ponty máját Glisson-tok nem veszi körül. A májparenchyma külső, vékony széli zónára és belső zónára különíthető. A széli zóna sejtjei főképpen glikogént raktároznak, a belső zóna sejtjeire a zsírok képzése és raktározása jellemző. A májsejtek szerkezete funkciójuktól függően jelentős eltérést mutathat. Az ER perinuclearisan és a sejt basalis régiójában fejlettebb. Az ER membránjai különösen a belső zóna sejtjeiben erősen fellazultak, vacualizáltak. Sok esetben 4-5 ciszterna szájadzik be egy nagy vesiculumba, amelyek szomszédságában egymást érik a zsírszárványok. A hepatocyták mitochondriumai közepes méretűek, kristályos típusúak, a Golgi-rendszer gyengén fejlett. Az erősen fellazult ER és a mitochondriumok gyakori degradációja arra enged következtetni, hogy a Dinnyési Halgazdaság vizében élő pontyok hypoxiások.

A májparenchyma közepes mennyiségű kötőszövetet tartalmaz, tubuláris felépítésű. A májat sűrűn behálózzák a vena portae ágaiából származó sinusoidok, amelyeket mindig vékony kötőszövet kísér. A sinusoidok endothelje és a Disse-üreg között, illetve a Disse-üreg és a májsejtek között intenzív anyagcsere kapcsolat mutatható ki. A sinusoidokban Kupffer-féle sejteket és Ito-sejteket nem találtam. A mirigysejteknek megfelelően a hepatocyták is polarisan differenciáltak. Apicalis secretios pólusuk membránján keresztül az epe diffúzióval jut az epecapillarisekba. A canaliculusok kizárólag intracellularisan futnak. Epetermelés folyik a canaliculus-ductulus átmeneti zónába is, de itt epehámsejtek is találhatóak. A ductulusok és ductusok felét kizárólag epehámsejtek alkotják és ezek feladata az epe elvezetése.

A májba lépő vena portae ágakat pancreas exocrin végkamrák kísérik, amelyek a véredények mentén mélyen benyomulnak a máj állományába. A pancreas szigeteket peritoneális epithel borítja. A végkamrák sejtjeiben tubularis-ER is megfigyelhető, némely sejtben dilatált és kissé vacualizált formában. A zymogén granulák rendkívül nagyok.

Dolgozatom befejezéseként köszönetet mondok Dr. Stemmer Aranka egyetemi docensnek, aki munkámat folyamatosan figyelemmel kísérte. Kiemelten megköszönöm Kondics Lajos egyetemi docens /ELTE/ szakmai tanácsait és azt a nagy segítséget, amelyet az ELMI technikai munkák terén végzett. Köszönetemet fejezem ki Dr. Bende Sándor főiskolai docensnek az irodalmi tájékoztatásért és munkám irányításáért.

VII. IRODALOM

- ÁBRAHÁM A.: Összehasonlító állatszervezetten I-II. Budapest /1964/
- AMLACHER, E.: Beitrag zur Anatomie der Karpfenleber /Cyprinus carpio L./ Z.Fischerei 3/1954/331-336.
- BENDE S.: Egyes csontoshalak bélcsatornájának intermuscularis és intramuscularis beidegzése Egri Ped.Főisk.Tud. Közl.II.kötet /1964/ 577-612.
- BENDE S.: A Cyprinus carpio fejbelének makroszkópos és mikroszkópos anatómiája Egri Ped.Főisk.Évk.IV./1958/
- BENDE S.: Újabb adatok a bélcsatorna submucosájának beidegzéséhez Acta Acad.Ped.Agrimensis Nova s.IV./1966/
- BYCZKOWSKA-SMYK, W.: The ultrastructure of the hepatic cells in the sea-trout /Salmo trutta L./ during ontogenesis Zool.Poloniae 17/1967/155-170.
- BYCZKOWSKA-SMYK, W.: Bile canaliculi in hepatic cells of the crucian carp /Carassius carassius L./ and tench /Tinca tinca L./ Acta Biol.Crac.Zool. 11/1968 b/93-99.
- BYCZKOWSKA-SMYK, W.: The ultrastructure of the cells in the liver of the pond-loach /Misgurnus fossilis L./ Acta Biol.Crac.Zool. 8/1965/41-50.
- BYCZKOWSKA-SMYK, W.: The ultrastructure of the hepatic cells of the burbot /Lota lota L./ Zool.Poloniae 18/1968 a/
- BYCZKOWSKA-SMYK, W.: The ultrastructure of hepatic cells of the carp/Cyprinus carpio L./ and gudgeon/Gobio gobio L./ Acta Biol.Crac.Zool. 13/1970/105-110.

- LANGER, M.: Histologische Untersuchungen an der Teleosteerleber III. Das galleausführende System Z.mikr.-anat. Forsch. 93/1979/1105-1136.
- LUCKOWICZ, M.: Über die Barteln und die Lippenepidermis verschiedener Süßwasserfische mit einigen Versuchen zum Geschmackssinn. Zool. Anz. 176/1966/399-419.
- MAIER, Ch.: Untersuchungen über die Verfettung der Leber des Karpfens /Cyprinus carpio L./ Z. Fischerei 10/1961/29-68.
- MOTTA, P. - MUTO, M. - FUJITA, T. - KOCH, H. K.: Die Leber Rastelektro-
nen mikroskopischer Atlas. F.K. Schattauer Verlag
Stuttgart - New York /1980/
- NEMETSCHKE-GANSSLER, H., H. FERNER: Über die Ultrastruktur der Geschmacksknospen. Z. Zellforsch 63/1964/ 155-178.
- PORTER-BONNEVILLE: Einführung in die Feinstruktur von Zellen und Geweben. Berlin-Heidelberg-New York /1965/
- REUTTER, K.: Die Geschmacksknospen des Zwergwelses Amiurus nebulosus /Lesueur/ Z. Zellforsch. 120/1971/280-308.
- REUTTER, K.: Die Geschmacksknospen des Zwergwelses Amiurus nebulosus /Lesueur/. Elektronmikroskopische und histochemische Untersuchungen. Verh. Anat. Ges., Anat. Anz. /Erg.-H/ 127/1971/ 511-512.
- RHODIN, J. A. G.: An Atlas of Ultrastructure. Philadelphia and London /1968/
- E. RUTSCHKE: Zur Ontogenese und Ultrastruktur der Becherzellen im Darm des Karpfens. Z.-mikr.-anat. Forsch. 87/1973/803-815.
- RUTSCHKE, E. und P. BROZIO: Bemerkungen zur Substruktur der Leber des Karpfens /Cyprinus carpio L./ Z. mikrosk.-anat. Forsch. 88/1974 475-758.
- SCHMIDT, F.-G.: Über das Vorkommen von Kupfferschen Sternzellen in der Leber von Fischen /Cyprinus carpio L./ Z. mikrosk.-anat. Forsch. 62/1956/487-520.

- SIWE, S.A.: Die Leber. In: Bolk, L.E. Göppert, E. Kallius und W. Lubosch /Eds./: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Band 3. Berlin: Urban und Schwarzenberg /1937/
- WELSCH, U.-V. Storch: Die Feinstruktur der Geschmacksknospen von Welsen /*Clarias batrachus* L./ und /*Kryptopterus bicirrhus* Cuvier et Valenciennes/. Z. Zellforsch. 100/1969